SHOUT
SHARE
IT

Columbia University
in the City of New York

Library

ANNALES

DES

SCIENCES NATURELLES

HUITIÈME SÉRIE

BOTANIQUE

CORBEIL. — IMPRIMERIE ED. CRÉTÉ

ANNALES

DES

SCIENCES NATURELLES

HUITIÈME SÉRIE

BOTANIQUE

COMPRENANT

L'ANATOMIE, LA PHYSIOLOGIE ET LA CLASSIFICATION
DES VÉGÉTAUX VIVANTS ET FOSSILES

PUBLIÉE SOUS LA DIRECTION DE

M. PH. VAN TIEGHEM

COLUMBIA UNIVERSITY
LIBRARY

TOME XVII

PARIS
MASSON ET C^ie^, ÉDITEURS
LIBRAIRES DE L'ACADÉMIE DE MÉDECINE
120, BOULEVARD SAINT-GERMAIN

1903

, N5722
SER. VIII
Vol. 17-18

Droits de traduction et de reproduction réservés.

ANNALES

DES

SCIENCES NATURELLES

HUITIÈME SÉRIE

BOTANIQUE

COMPRENANT

L'ANATOMIE, LA PHYSIOLOGIE ET LA CLASSIFICATION DES VÉGÉTAUX VIVANTS ET FOSSILES

PUBLIÉE SOUS LA DIRECTION DE

M. PH. VAN TIEGHEM

TOME XVII. — N° 1.

(Ce cahier commence l'abonnement aux tomes XVII et XVIII).

PARIS

MASSON ET Cie, ÉDITEURS

LIBRAIRES DE L'ACADÉMIE DE MÉDECINE

120, Boulevard Saint-Germain

1903

PARIS, 30 FR. — DÉPARTEMENTS ET ÉTRANGER, 32 FR.

Ce cahier a été publié en Janvier 1903.

Les *Annales des Sciences naturelles* paraissent par cahiers mensuels.

HUITIÈME SÉRIE

BOTANIQUE

Publiée sous la direction de M. Ph. Van Tieghem.

L'abonnement est fait pour 2 volumes, chacun d'environ 400 pages, avec les planches et les figures dans le texte correspondant aux mémoires.

Ces volumes paraissent en plusieurs fascicules dans l'intervalle d'une année.

Les tomes I à XVI sont complets.

ZOOLOGIE

Publiée sous la direction de M. Edmond Perrier.

L'abonnement est fait pour 2 volumes, chacun d'environ 400 pages, avec les planches correspondant aux mémoires.

Ces volumes paraissent en plusieurs fascicules dans l'intervalle d'une année.

Les tomes I à XIII sont complets.

Prix de l'abonnement à 2 volumes :

Paris : 30 francs. — Départements et Union postale : 32 francs.

ANNALES DES SCIENCES GÉOLOGIQUES

Dirigées, pour la partie géologique, par M. Hébert, et pour la partie paléontologique, par M. A. Milne-Edwards.

Tomes I à XXII (1879 à 1891). Chaque volume ..... 15 fr.

Cette publication est désormais confondue avec celle des *Annales des Sciences naturelles*.

Prix des collections.

Première série (Zoologie et Botanique réunies), 30 vol.		(*Rare*
Deuxième série (1834-1843).	Chaque partie 20 vol.	250 fr.
Troisième série (1844-1853).	Chaque partie 20 vol.	250 fr.
Quatrième série (1854-1863).	Chaque partie 20 vol.	250 fr.
Cinquième série (1864-1874).	Chaque partie 20 vol.	250 fr.
Sixième série (1875 à 1884).	Chaque partie 20 vol.	250 fr.
Septième série (1885 à 1894).	Chaque partie 20 vol.	300 fr.
Géologie, 22 volumes.		330 fr.

RECHERCHES

SUR

L'ACIDITÉ VÉGÉTALE

Par A. ASTRUC

I. — INTRODUCTION.

Depuis les mémorables travaux de de Saussure (1) sur la végétation, les recherches de chimie végétale ont été particulièrement fécondes. Une multitude d'auteurs ont, tour à tour, étudié la composition minérale et organique des plantes, des divers organes qui les constituent, ainsi que les variations produites par des conditions différentes d'âge et de milieu.

C'est surtout depuis une quarantaine d'années, après les remarquables découvertes de M. Berthelot sur la synthèse organique, montrant qu'il existe des relations entre les phénomènes vitaux et les phénomènes physico-chimiques, que de nombreux savants ont abordé, avec succès, l'étude des problèmes biologiques, intéressants à la fois par leur portée philosophique et pratique. De sorte que, suivant les termes récents de M. Hofmeister (2), « si le besoin d'une explication des phénomènes physiologiques élémentaires a été la cause du développement d'une science chimique, la chimie, à son

(1) *Recherches chimiques sur la végétation*, 1804.

(2) *La chimie de la cellule* (Rev. générale des Sciences, 1902, p. 725).

357691

tour, a rendu avec intérêt à la Biologie les services que celle-ci lui avait prêtés au berceau ».

Bien qu'il soit difficile, surtout chez les végétaux, de saisir le mécanisme ultime du « processus très embrouillé (1) » de formation et de destruction des principes immédiats, que ceux-ci soient constitués par des éthers, des alcools, des sucres, des tannins, des albuminoïdes, des acides, etc., il n'a pas été sans intérêt d'étudier la répartition de quelques-uns de ces produits dans les divers organes de la plante, et de constater les variations apportées au travail cellulaire par des conditions différentes de végétation; on a pu ainsi dans quelques cas, se rendre compte, au moins approximativement, du mode d'élaboration de ces substances et du rôle qu'elles jouent dans le végétal.

Le présent mémoire contient quelques résultats expérimentaux obtenus par l'étude de l'acidité végétale, question qui, à ma connaissance, n'a été jusqu'ici l'objet d'aucun travail d'ensemble.

On a attribué aux acides organiques contenus dans les végétaux, des rôles bien divers. Certains auteurs ont cru qu'ils servaient à neutraliser les bases nuisibles (H. de Mohl, Schleiden); d'autres ont pensé qu'ils intervenaient dans la formation des albuminoïdes (Emmerling, Kraus), dans la turgescence (de Vries, Aubert), dans la transpiration (Aubert), dans l'excrétion des racines, dans les actions diastasiques, etc. (2).

Je n'ai point la prétention dans ces recherches sur l'acidité végétale de démêler entièrement ce problème si complexe du rôle des acides dans la plante; je ne me propose même pas de mesurer d'une façon très précise dans différents organes, la quantité exacte d'un acide déterminé. La composition des végétaux est si complexe, si variable suivant les espèces, et en ce qui concerne les acides organiques, le nombre en est tellement grand « qu'il serait

(1) Hofmeister, *loc. cit.*
(2) D'après *Ann. agron.*, t. XII, p. 272.

illusoire, comme le dit M. Gerber (1), de chercher dans la variation de l'acidité autre chose qu'une simple indication». Et même pour avoir une mesure exacte de l'acidité, il faudrait, ainsi que l'ont fort justement indiqué MM. Berthelot et André, déterminer non seulement la quantité d'acides libres, mais encore la proportion d'acides combinés à l'état de sels neutres. «Il n'existe, en effet, d'après ces deux savants (2), aucune relation entre la dose totale des acides végétaux contenus dans une plante à l'état libre ou combiné et le titre acidimétrique des jus extraits de ses différentes parties.»

Le dosage des acides combinés, effectué approximativement par la mesure de l'alcalinité des cendres a été fait dans quelques cas, mais comme, en somme, les sels neutres n'entrent que pour une faible part dans les synthèses dont le végétal est le siège et qu'en outre bon nombre de travaux de chimie agricole ont été effectués sur ce sujet, je l'ai intentionnellement en grande partie négligé.

Je tiens donc à bien préciser au début que les recherches qui vont suivre traitent d'une façon particulière de l'*acidité relative, due aux acides libres et demi-combinés*, c'est-à-dire du titre acidimétrique du jus fourni par les diverses parties d'une plante (préparé comme il sera dit plus loin), sans m'occuper des corps qui contribuent à donner la réaction acide. Quant aux dosages de l'alcalinité des cendres et de l'eau de végétation qui ont été effectués quelquefois, ils n'entrent que comme une part bien secondaire dans mon travail.

J'essaierai donc de déterminer spécialement la proportion relative d'acides libres ou demi-combinés contenus dans les diverses parties d'un certain nombre de végétaux ; de faire à ce sujet quelques comparaisons s'il y a lieu ; de mettre en évidence les relations qui paraissent exister entre l'acidité et quelques-unes des fonctions végétales (respiration, assi-

(1) Gerber, *Recherches sur la maturation des fruits charnus* (Thèse de doctorat ès sciences. Paris, 1897, p. 31).

(2) *C. R.*, t. CXXXIII, p. 502.

milation, transpiration) : de constater l'influence de certaines conditions externes ou internes sur cette acidité ; de tirer enfin, si possible, de cette étude, quelques conclusions générales.

Je manquerais à mon devoir, si je n'adressais dès maintenant l'expression de ma respectueuse gratitude à M. le professeur Gaston Bonnier qui, à plusieurs reprises, m'a ouvert si généreusement les portes du laboratoire de Biologie végétale de Fontainebleau, et a été constamment pour moi un conseiller aussi précieux que dévoué.

A l'École de pharmacie de Montpellier, M. le professeur Jadin a singulièrement facilité ma tâche en mettant à ma disposition toutes les ressources de son laboratoire ; depuis le début de mes études pharmaceutiques, il a été un de ceux qui ont dirigé mes premiers pas vers l'enseignement; je suis heureux, en joignant son nom à celui de M. le professeur Bonnier, de pouvoir lui donner ainsi une preuve de mon affectueuse sympathie.

II. — HISTORIQUE ET PLAN DU TRAVAIL.

Bien que l'analyse ait depuis longtemps révélé dans les tissus des végétaux, suivant les espèces considérées, la présence de nombreux sels à acides et à bases variés, la question de l'acidité proprement dite, au point de vue de sa répartition et de ses rapports avec les diverses fonctions du végétal, n'a été abordée que depuis une date relativement récente.

Des travaux multiples et souvent contradictoires, ont été effectués sur les fruits, lieux particuliers d'élection des acides, sur leur maturation et sur les transformations subies durant ce temps par l'acidité. Ils sont exposés d'une façon complète dans l'excellent travail de M. Gerber (1) ; je ne m'y attarderai pas, d'autant plus qu'ils s'écartent suffisamment du sujet qui m'occupe.

(1) Thèse de doctorat ès sciences. Paris, 1897.

En 1869, M. Petit (1) émet sur la formation des acides dans la vigne une hypothèse, d'après laquelle l'acide malique serait primitivement élaboré dans les feuilles; tout en faisant des réserves, l'auteur indique que cet acide organique proviendrait de l'oxydation de la cellulose.

Plus tard, en 1882-1883, dans une série de communications à l'Académie des sciences, M. Leplay (2) fait dériver les acides organiques chez les végétaux de « la transformation organique de l'acide carbonique des bicarbonates et de l'acide carbonique libre, contenus dans le sol et absorbés en dissolution dans l'eau..., les tissus des radicules et des racines ayant pour fonction organique et chimique la transformation de l'acide carbonique de ces sels en acides végétaux ».

MM. Berthelot et André (3) font bientôt justice de cette curieuse théorie, et dans de remarquables recherches sur la végétation étudient avec soin la formation par les végétaux des principes constitutifs de leurs tissus. La question de l'acidité n'est pas négligée par ces deux savants; ils démontrent nettement que l'acide oxalique, en particulier, se forme en majeure partie « dans la feuille, probablement par réduction incomplète de l'acide carbonique par le végétal (4) ».

Mais une catégorie de végétaux, les plantes grasses, « dont les conditions de vie et d'organisation sont profondément différentes (5) » contiennent une grande quantité d'acides organiques, et sont, grâce peut-être à cette circonstance, mieux étudiées. Depuis fort longtemps des observations intéressantes sont faites sur elles, tant au point de vue de leur titre acidimétrique que de leurs échanges gazeux.

Déjà en 1804, de Saussure (6) remarque que certaines

(1) *C. R.*, t. LXIX, p. 760, 1869.
(2) *C. R.*, t. XCV, p. 863, 963, 1335.
(3) *C. R.*, t. XCXIX, p. 949.
(4) *C. R.*, t. CII, p. 995.
(5) Berthelot et André, *C. R.*, t. CII, p. 1049.
(6) De Saussure, *Recherches chimiques sur la végétation.*

(*Opuntia vulgaris*) absorbent pendant la nuit de l'oxygène, sans dégager une portion correspondante d'acide carbonique. Il pense, à tort, il est vrai, que cet acide est mis en réserve jusqu'au jour, et se dégage alors.

L'observation de de Saussure, relative aux échanges gazeux nocturnes des plantes grasses (toute question d'interprétation mise à part), est vérifiée bien plus tard, en 1874, par MM. Dehérain et Moissan (1). Ces deux auteurs émettent l'idée que l'oxygène absorbé ainsi pendant la nuit, sans dégagement correspondant d'acide carbonique, est la cause de l'oxydation des hydrates de carbone, avec production d'acide organique.

En 1880, M. Mayer (2) montre que l'acidité des Crassulacées est surtout due à l'acide isomalique et que la désacidification diurne observée pour la première fois en 1851 par M. Hugo de Mohl (3), provient de la décomposition de cet acide, avec émission d'oxygène. Ses expériences sur la formation de l'acide isomalique pendant la nuit, dans une atmosphère d'hydrogène, l'amènent à déduire que ce corps, chez les Crassulacées, se forme indépendamment de toute oxydation. Contestée successivement par M. Kraus (4) et par M. Aubert (5), cette question sera reprise et étudiée dans le cours de ce travail.

Vers 1884, MM. Hugo de Vries (6), Kraus (7), Detmer (8), font, chacun de leur côté, des travaux sur les variations de l'acidité, chez quelques Crassulacées soumises à des influences diverses : obscurité, lumière, chaleur. Leurs recherches démontrent définitivement que cette acidité augmente pendant la nuit et diminue pendant le jour, qu'une

(1) *C. R.*, t. LXXVIII, p. 1112.
(2) *Landwirthschaftl. Versuchs-stationem*, t. XXI, 1880.
(3) *Grandzüge der Anatomie und Physiologie*, 1851.
(4) D'après *Ann. agr.*, t. X, p. 238, 1884.
(5) *Recherches physiologiques sur les plantes grasses* (Thèse de doctorat ès sciences. Paris, 1892).
(6) *Naturkunde*, 3, *Reechs*, *Deel*, 1. Amsterdam, 1884.
(7) *Abhandlungen der naturforschenden Gesells. Zu Halle*, vol. XVI.
(8) *Pflanzenphysiologie*, 1883.

température élevée gêne la production nocturne et favorise la diminution diurne, etc. M. Hugo de Vries insiste également sur ce fait que, d'après lui, la formation des acides n'a pas de rapport avec l'assimilation; on verra plus loin ce qu'il faut penser de cette opinion.

A la même époque, M. Warburg (1) essaye de dégager de toutes ces expériences et de ses propres travaux une signification biologique des acides organiques chez les plantes grasses. Il constate, entre autres choses, la diminution de l'acidité à la lumière, la coexistence de l'acidification et de la désacidification, la teneur à peu près invariable en acides des tissus sans chlorophylle exposés à la lumière, la diminution des acides dans une atmosphère dépourvue de CO^2, diminution facilitée par l'accès de l'oxygène, la nécessité de ce dernier gaz, mais en faible quantité, pour la formation des acides, etc. Je reviendrai sur certaines de ces données dans quelques-unes de mes expériences.

Plus récemment, M. Mangin (2), étudiant la respiration de plantes ordinaires injectées d'acides organiques, précise les travaux déjà anciens de M. Boussingault (3) sur le même sujet. Alors que ce dernier, en injectant des feuilles de lilas d'acide malique, n'a pas obtenu à la lumière de dégagement d'oxygène, M. Mangin, au contraire, constate dans ces conditions une émission très nette de ce gaz; de plus l'étude de la respiration à l'obscurité lui montre que les feuilles de fusain, de laurier-rose, de lilas, injectées d'acide malique, citrique ou tartrique, possèdent un quotient respiratoire $\frac{CO^2}{O}$ supérieur à l'unité.

En 1892, M. Aubert (4) reprend l'étude de quelques plantes grasses (Crassulacées, Cactées, Mésembryanthémées). Ses recherches portent spécialement sur quelques Crassu-

(1) *Untersuchungen aus d. bot. Inst. zu Tubingen*, vol. II.
(2) *C. R.*, t. CIX, p. 716.
(3) *Chimie agricole*, t. III, p. 378, 1864.
(4) Thèse de doctorat ès sciences. Paris, 1892.

lacées (*Crassula arborescens*, *Sempervivum tectorum*, *Sedum dendroideum*), chez lesquelles il mesure la proportion et la répartition de l'eau et des acides organiques, en même temps qu'il compare les échanges gazeux fournis par la respiration et l'assimilation chlorophylienne, à ceux des plantes ordinaires. J'aurai l'occasion de reproduire quelques-unes des expériences de l'auteur qui méritent d'être précisées et complétées sur certains points.

MM. Berg et Gerber (1), en 1896, déterminent rigoureusement la nature des acides végétaux chez les Mésembryanthémées, et, dans un travail fort documenté publié en 1897, M. Gerber (2) fait une étude spéciale de la maturation des fruits charnus; à ce propos l'auteur signale déjà quelques rapprochements intéressants au point de vue des échanges gazeux entre les fruits acides et les plantes grasses.

Tels sont brièvement résumés les travaux spéciaux relatifs à l'acidité végétale, point de départ de mes propres recherches. Celles-ci font l'objet de deux parties bien distinctes.

Dans une première partie, j'étudie la répartition de l'acidité chez quelques plantes ordinaires, non grasses; je passe en revue les résultats fournis par la feuille, la tige, la fleur, à différents états de développement; quelques observations sont faites, en passant, sur l'acidité des diverses portions d'une même feuille, des différentes parties des feuilles panachées, des pièces constituantes de la fleur, etc. Mes essais portent sur un nombre d'espèces végétales assez grand, appartenant à des familles botaniques très diverses, et me permettent de tirer de ces données quelques conclusions intéressantes.

La deuxième partie est spécialement consacrée à l'étude de quelques plantes grasses. Les travaux énumérés plus haut, sur ce sujet, m'ont paru mériter de nouvelles observations. Elles ont uniquement porté sur quelques représen-

(1) *Rev. générale de bot.*, 1896, p. 295.
(2) Thèse de doctorat ès sciences. Paris, 1897.

tants de la famille des Crassulacées. J'examinerai successivement la répartition et les variations de l'acidité chez ces plantes, l'alcalinité des cendres, les relations qui paraissent exister entre l'acidité d'une part et d'autre part la teneur en eau, la transpiration, la respiration, l'assimilation, le sectionnement, le milieu gazeux extérieur. Je ne prétends pas attribuer à toutes les plantes grasses les conclusions relatives aux quelques Crassulacées étudiées ici ; loin de moi l'idée de commettre l'imprudence d'une généralisation trop hâtive ; je signale simplement des faits, et j'essaie de les interpréter aussi rationnellement que possible.

Ces *Recherches sur l'acidité végétale* comprendront par suite les deux divisions suivantes :

1° Acidité chez quelques plantes ordinaires (non grasses) ;

2° Acidité chez quelques plantes grasses du groupe des Crassulacées.

Mais avant d'exposer les résultats expérimentaux, il me paraît indispensable de donner d'abord un aperçu sommaire des modes opératoires et méthodes d'analyse employés dans le cours de ce travail.

III. — MÉTHODES DE RECHERCHES.

a. **Dosage de l'acidité relative (acides libres et demi-combinés).** — Pour doser les acides libres et demi-combinés, on pèse l'organe à étudier et on le broye rapidement dans un mortier de verre avec un peu d'eau distillée ; on obtient ainsi une sorte de bouillie que l'on verse dans un verre de Bohême, en ayant soin, par des lavages convenables du mortier, d'enlever les dernières traces du mélange qui peuvent y adhérer. On porte alors le vase au bain-marie, à la température de 80-90°, et on l'y maintient pendant vingt minutes environ ; le mélange est filtré, le filtre et l'entonnoir lavés avec quelques centimètres cubes d'eau distillée bouillante, et le liquide clair recueilli est additionné de quelques gouttes de solution alcoolique de phta-

léine du phénol; on y verse ensuite peu à peu, au moyen d'une burette de Mohr, une solution alcaline de potasse au cinquantième du poids moléculaire (1gr,12 KOH par litre), jusqu'à légère coloration rosée, caractéristique du réactif colorant en milieu alcalin; on note le nombre de centimètres cubes de solution employée, et on calcule la quantité qui correspond à un gramme d'organe analysé.

Ainsi déterminés, par ce mode opératoire simple, les résultats que j'ai obtenus sont exprimés, pour les plantes non grasses, par le nombre de centimètres cubes de solution $\frac{N}{50}$ de KOH correspondant à 1 gramme de végétal frais, et aussi par la proportion équivalente en poids d'acide acétique. Cette expression arbitraire des résultats est justifiée par la très grande variété des acides organiques chez la plupart des végétaux.

Mais pour les plantes grasses, et en particulier pour les Crassulacées spécialement étudiées, j'ai évalué l'acidité relative en acide malique, cet acide organique étant, sinon exclusivement le seul, du moins celui qui prédomine et de beaucoup sur tous les autres, chez ces plantes.

J'ajouterai, comme détail d'observation, que le dosage de l'acidité chez les plantes ordinaires, présente assez souvent quelques difficultés. Les divers principes végétaux sont quelquefois plus ou moins altérés par l'air ou par la chaleur et prennent une coloration foncée, de sorte qu'il faut une certaine habitude pour saisir le virage du réactif; en opérant par touche, c'est-à-dire en portant avec un agitateur de verre une petite partie du mélange sur quelques gouttes de solution de phénolphtaléine placées dans un godet de porcelaine blanche, on arrive, dans quelques cas, à vaincre cette incertitude. Ces difficultés ne s'observent pas avec les plantes grasses. Ici les réactions sont sensibles; il n'est même pas toujours nécessaire de filtrer le mélange avant de le saturer par la solution alcaline; la coloration faiblement rosée de l'indicateur se perçoit très facilement; l'erreur que l'on

commet n'est point supérieure à deux gouttes de la solution alcaline, ce qui ne représente, en somme, que un dixième de centimètre cube de KOH $\frac{N}{50}$, soit environ un dixième de milligramme d'acide malique.

b. **Dosage de l'alcalinité des cendres (acides combinés).** — Les acides qui existent dans les végétaux à l'état de sels neutres, sans influence sur les réactifs indicateurs, ont été, dans quelques cas, évalués *approximativement* en mesurant l'alcalinité des cendres.

L'opération s'effectue ainsi qu'il suit : on dessèche à l'étuve à 110° un poids déterminé de végétal frais ; on le calcine ensuite avec précaution dans une capsule de porcelaine ; les acides organiques sont détruits ou transformés en carbonates On délaye les cendres ainsi obtenues dans une petite quantité d'eau distillée et on verse le mélange dans un vase de Bohême, avec un volume mesuré et en excès de solution titrée d'acide sulfurique au centième du poids moléculaire (0^{gr}, 98 SO^4H^2 par litre). On porte à l'ébullition : les bases libres et les carbonates renfermés dans les cendres sont ainsi saturés et transformés en sulfates. L'excès d'acide est alors déterminé au moyen d'une solution $\frac{N}{50}$ de potasse (1^{gr}, 12 de KOH par litre), en présence de léine du phénol.

De la quantité de solution alcaline employée, on déduit la proportion d'acide sulfurique libre, ainsi que celle saturée par les alcalis des cendres et, partant, la teneur de la substance analysée en acides combinés.

J'ai indiqué cette alcalinité des cendres par le nombre de centimètres cubes de solution $\frac{N}{50}$ de potasse correspondant à un gramme d'organe frais.

c. **Dosage de l'eau.** — Rien n'est plus simple que de mesurer la teneur en eau d'un organe végétal.

Il suffit, en effet, de détacher la partie à étudier (feuille, tige, etc.), d'en déterminer le poids frais P, la porter ensuite

à l'étuve à 100-110° pendant un temps suffisant pour que deux pesées successives, effectuées à une heure d'intervalle environ, n'indiquent plus de perte de poids ; on obtient ainsi un deuxième poids p ; $P - p$ représente la perte en eau éprouvée par le poids P de végétal frais.

On exprime généralement cette perte par le rapport $\frac{P - p}{p}$ qui représente la quantité d'eau correspondant à un gramme de poids sec d'organe examiné.

Les résultats obtenus, en suivant ce mode opératoire, sont consignés dans le cours du travail par les valeurs de ce rapport $\frac{P - p}{p}$.

d. **Analyse des gaz.** — Les recherches sur les échanges gazeux des plantes grasses ont été effectuées en employant la méthode de l'*air confiné*, exposée avec détail par MM. Bonnier et Mangin (1).

Je me suis servi de cloches en verre de 90 à 100 centimètres cubes de capacité, reposant sur le mercure ; les analyses du gaz initial et du gaz final, faites au moyen de l'appareil de Bonnier et Mangin (2), m'ont permis de constater les changements survenus dans l'atmosphère confinée, d'établir les quotients respiratoires $\frac{CO^2}{O}$, les valeurs du rapport $\frac{O}{C}$ représentant l'assimilation chlorophylienne, et de calculer l'intensité de la respiration, connaissant le poids de la feuille mise en œuvre, le volume de l'atmosphère confinée, la quantité de CO^2 expiré, d'O absorbé, et la durée de l'expérience.

Ce sont là tout autant de questions développées tant de fois, avec force détails, dans des travaux de ce genre, et même dans certains ouvrages classiques, qu'il serait vraiment superflu de s'y arrêter plus longtemps.

(1) *Ann. des sciences naturelles* (6), t. XVII, p. 221.
(2) *Rev. générale de bot.*, t. III, 1891, p. 97.

PREMIÈRE PARTIE

ACIDITÉ CHEZ QUELQUES PLANTES ORDINAIRES (NON GRASSES)

I. — FEUILLE.

a. **Acidité dans les différentes feuilles d'une même plante.** — Les importants travaux de MM. Dehérain, Moissan, Berthelot et André en particulier, nous ont éclairés sur les processus de formation des acides organiques chez les végétaux. Ils résulteraient de phénomènes *complexes*, se rattachant à la fois à la fonction chlorophyllienne et à la fonction respiratoire; or, la feuille est le principal organe où s'accomplissent les diverses fonctions du végétal ; d'après l'expression imagée de Dehérain (1), c'est « l'usine dans laquelle s'élaborent les matières organiques » ; c'est donc elle qui doit produire la majeure partie des acides végétaux. L'expérience démontre, en effet, que la feuille est la partie de la plante possédant le maximum d'acidité relative (acides libres et demi-confinés).

Il est très naturel de penser que cette formation est réglée précisément, par la plus ou moins grande intensité des phénomènes respiratoire et assimilateur. Or, les nombreuses recherches des physiologistes ont surabondamment prouvé que ces manifestations de l'activité cellulaire sont variables, non seulement dans les divers organes végétaux, mais encore dans les différentes parties d'un même organe.

(1) Dehérain, *Traité de chimie agricole*; 1892.

Ainsi, les feuilles échelonnées sur une même tige ne respirent et n'assimilent pas toutes de façon identique ; par suite, la formation des acides végétaux présente des variations sensibles suivant les régions où on la considère.

Mais il ne faut pas oublier non plus, et c'est là une idée développée par MM. Berthelot et André, que ces acides, formés en grande partie dans les feuilles, sont saturés peu à peu par les bases que le végétal emprunte au sol par ses racines et qui se répandent dans toutes ses parties grâce au système ligneux.

D'une part donc, les diverses feuilles disposées sur une même tige fabriquent des quantités différentes d'acides organiques, et d'autre part, suivant leur âge, elles ont reçu du sol une plus ou moins grande proportion de bases.

En outre, les belles recherches de M. Charabot sur la genèse des composés terpéniques dans les végétaux ont montré que les essences sont d'autant plus riches en éthers qu'elles sont préparées avec des plantes plus développées ; au fur et à mesure de la végétation une partie des alcools formés s'éthérifie, une autre se déshydrate ou s'oxyde. « L'élimination d'eau, qu'elle ait pour effet la formation d'éthers ou celle de terpènes a pour siège les parties vertes de la plante ; elle se produit dans le milieu soumis à l'action chlorophyllienne (1). » De sorte que, pendant le développement du végétal, l'acidité d'essences telles que celles de lavande, feuilles d'oranger, *Pelargonium*, diminue de plus en plus ; les éthers chez les végétaux se formant, d'après l'auteur, par union directe des acides et des alcools.

N'est-il pas intéressant de rapprocher tous ces faits ? Les feuilles fabriquent à leur état jeune, grâce à l'activité cellulaire incontestablement très grande, une certaine quantité d'acides organiques ; ces acides sont peu à peu saturés par les bases du sol ; c'est là un phénomène général de la plus

(1) Charabot, Thèse de doctorat ès sciences. Paris, 1900, p. 36.

haute importance auquel s'ajoute chez certaines plantes celui de l'éthérification ; ils amènent tous deux la disparition d'une portion d'acides libres, d'autant plus abondante que les feuilles sont plus âgées.

Et de même que l'éthérification se produit surtout là où l'action chlorophyllienne est active, c'est-à-dire non vers les feuilles du sommet, les plus jeunes, mais vers celles qui atteignent leur développement et verdissement complets, de même la saturation des acides par les bases du sol suit pour ainsi dire une marche parallèle; elle est d'autant plus complète que les feuilles sont mieux développées. Si la chlorovaporisation en facilitant l'élimination de l'eau aide à l'éthérification, il semble également que les feuilles chlorovaporisant le plus sont aussi celles qui ont le minimum d'acidité relative, correspondant à une forte alcalinité des cendres.

Toutes ces considérations qui, *a priori*, peuvent ne paraître que de pures conceptions de l'esprit, ont cependant été soumises au contrôle de l'expérience. Un très grand nombre de dosages ont été effectués simultanément sur des séries de feuilles différemment développées et insérées sur des tiges de plantes variées. Constamment, j'ai observé que l'acidité due aux acides libres et demi-combinés diminue peu à peu à mesure qu'on s'adresse à des feuilles s'écartant du sommet. Je dois dire, cependant, qu'il est difficile de déterminer cette acidité sur les feuilles à peine développées à un état d'extrême jeunesse ; les dosages, par suite de la faible quantité de matière mise en œuvre, sont naturellement un peu incertains, de sorte qu'il serait peut-être imprudent d'établir des règles trop affirmatives sur des données qui restent dans la limite des erreurs possibles en analyse volumétrique. Ce qui permet de formuler cette remarque, c'est que les résultats obtenus avec les feuilles de *Begonia* montrent que le maximum d'acidité ne se trouve pas dans cette plante chez la première feuille enroulée sur elle-même, mais bien vers la deuxième; c'est à partir de

celle-ci que l'acidité diminue, à mesure qu'on s'adresse à des feuilles s'écartant du sommet.

A part cette restriction, que je rapporte fidèlement ici, on peut dire que, en général *chez les plantes non grasses, l'acidité relative des diverses feuilles insérées sur une même tige, diminue à mesure qu'on examine des feuilles plus âgées.*

Le tableau ci-dessous renferme quelques-unes des nombreuses expériences faites au cours de ces recherches, en juillet, août et septembre 1901. Les exemples étudiés sont variés; ils appartiennent à des familles diverses de botanique; c'est là précisément un appoint pour servir à leur généralisation. J'ai dosé, dans quelques cas, l'alcalinité des cendres, et les résultats obtenus sont consignés dans une des colonnes du tableau.

Nom de la plante.	Feuilles.	Acidité relative : en KOH $\frac{N}{50}$ par gramme frais (en c. c.).	Acidité relative : en acide acétique par gramme frais (en milligr.).	Alcalinité des cendres : en KOH $\frac{N}{50}$ par gramme frais (en c. c.).
Ptelea trifoliata.	Feuilles très jeunes.	10,6	12,7	2,0
	— plus âgées.	10,0	12,0	3,3
	— — ...	8,7	10,4	6,0
	— — ...	8,4	10,0	8,2
Evonymus europæus.	Feuilles très jeunes.	9,6	11,5	»
	— plus âgées.	6,9	8,2	»
	— — ...	6,7	8,0	»
	— — ...	5.8	6,9	»
Vitis vinifera.	Feuilles très jeunes.	24,0	28,8	»
	— plus âgées.	19,3	23,1	»
	— — ...	18,0	21,6	»
	— — ...	18,8	22,5	»
	— blanchâtres.	8,8	10,5	»
Ampelopsis hederacea.	Feuilles très jeunes.	25,0	30,0	0,0
	— plus âgées.	20,6	24,7	1,3
	— — ...	19,4	23,2	2,7
	— — ...	16,9	20,2	4,8
	— — ...	16,9	20,2	5,6
	Feuilles commençant à rougir....	14,2	17,0	7,3
	Feuilles complètement rouges.....	8,4	10,0	»

Nom de la plante.	Feuilles.	Acidité relative : en KOH $\frac{N}{50}$ par gramme frais (en c. c.).	Acidité relative : en acide acétique par gramme frais (en milligr.).	Alcalinité des cendres : en KOH $\frac{N}{50}$ par gramme frais (en c. c.).
Phaseolus vulgaris.	Feuilles très jeunes.	4,5	5,4	»
	— plus âgées.	4,2	5,0	»
	— — ...	3,3	3,9	»
	— — ...	2,9	3,5	»
	— — ...	2,8	3,4	»
	— jaunâtres..	2,6	3,1	»
Prunus Myrobolana.	Feuilles très jeunes.	14,0	16,8	»
	— plus âgées.	13,9	16,6	»
	— — ...	10,6	12,7	»
Spiræa hypericifolia.	Feuilles très jeunes.	15,2	18,2	»
	— plus âgées.	15,1	18,1	»
	— — ...	14,2	17,0	»
	— — ...	14,0	16,8	»
Spiræa Billardi.	Feuilles très jeunes.	13,8	16,5	»
	— plus âgées.	13,3	15,9	»
	— — ...	12,6	15,1	»
Spiræa opulifolia.	Feuilles très jeunes.	15,3	18,3	»
	— plus âgées.	14,2	17,0	»
	— — ...	10,8	12,9	»
	— — ...	10,1	12,1	»
Rubus fruticosus.	Feuilles très jeunes.	18,3	21,9	5,7
	— plus âgées.	19,6	23,3	12,4
	— — ...	17,6	21,1	17,0
	— — ...	17,6	21,1	17,8
	— — ...	17,3	21,0	23,9
Fragaria vesca.	Feuilles très jeunes.	20,3	24,3	»
	— plus âgées.	19,8	23,7	»
	— — ...	18,9	22,6	»
	— — ...	18,9	22,6	»
Rosa Banksii.	Feuilles très jeunes.	17,7	21,2	4,3
	— plus âgées.	16,8	20,1	5,1
	— — ...	16,7	20,0	5,2
	— — ...	15,2	18,2	8,2
	— — ...	12,1	14,5	15,8
Cratægus pyracantha.	Feuilles très jeunes.	14,6	17,5	»
	— plus âgées.	13,6	16,3	»
	— — ...	11,8	14,1	»
Ribes Grossularia.	Feuilles très jeunes.	16.8	20,1	»
	— plus âgées.	16.1	19,3	»
	— — ...	12,6	15,1	»
	— — ...	11,0	13,2	»

Nom de la plante.	Feuilles.	Acidité relative : en KOH $\frac{N}{50}$ par gramme frais (en c.c.).	Acidité relative : en acide acétique par gramme frais (en milligr.).	Alcalinité des cendres : en KOH $\frac{N}{50}$ par gramme frais (en c.c.).
Begonia semperfluens.	1re feuille	8,0	9,6	»
	2e —	11,8	14,1	»
	3e —	10,6	12,7	»
	4e —	9,6	11,5	»
	5e —	8,7	10,4	»
	6e —	8,7	10,4	»
Weigelia rosea.	Feuilles très jeunes.	15,5	18,6	6,0
	— plus âgées.	12,8	15,3	7,0
	— — ...	12,2	14,6	7,0
	— — ...	11,7	14,0	10,2
Dahlia variabilis.	Feuilles très jeunes.	7,3	8,7	»
	— plus âgées.	5,2	6,2	»
	— — ...	4,1	4,9	»
Ligustrum ovalifolium.	Feuilles très jeunes.	14,7	18,6	»
	— plus âgées.	13,8	16,5	»
	— — ...	10,4	12,4	»
	— — ...	10,3	12,3	»
Coleus Blumei. Variété rouge jaunâtre.	Feuilles très jeunes.	2,5	3,0	»
	— plus âgées.	2,0	2,4	»
	— — ...	1,9	2,3	»
	— — ...	2,0	2,4	»
	— — ...	1,9	2,3	»
Coleus Blumei. Variété rouge verdâtre.	Feuilles très jeunes.	3,6	4,3	»
	— plus âgées.	3,3	3,9	»
	— — ...	3,3	3,9	»
	— — ...	2,4	3,3	»
	— — ...	2,7	3,2	»
Chenopodium album.	Feuilles très jeunes.	6,4	7,6	»
	— plus âgées.	5,3	6,3	»
	— — ...	4,0	4,8	»
Mercurialis annua.	Feuilles très jeunes.	6,7	8,0	»
	— plus âgées.	6,0	7,2	»
	— — ...	5,8	6,3	»

Il résulte de ce tableau :

1° *Que les chiffres indiquant la mesure de l'acidité relative sont d'autant plus faibles qu'on s'écarte des feuilles les plus jeunes;* chez celles-ci, par suite de l'intensité des réactions chimico-biologiques, les acides se forment, pour être ensuite

utilisés diversement, qu'ils soient saturés par les bases du sol, ou éthérifiés par des alcools, conformément aux données d'auteurs déjà cités.

2° *Que l'alcalinité des cendres augmente à mesure que la feuille vieillit.*

b. **Acidité dans les différentes régions d'une même feuille.** — Comme confirmation du fait que les parties jeunes sont celles qui présentent le maximum d'acidité relative, je dois signaler un certain nombre d'expériences que j'ai effectuées sur les diverses parties d'une même feuille.

Il est prouvé que les feuilles ne s'accroissent pas toutes de la même façon ; les unes ont un développement basipète, c'est-à-dire que leur zone de croissance, et par suite les parties les plus jeunes, se trouvent à la base du limbe : les autres sont à développement basifuge, c'est-à-dire que leur croissance est terminale ; enfin certaines participent à la fois de l'accroissement basifuge et basipète.

L'acidité présente-t-elle des particularités suivant qu'on s'adresse à des représentants de ces différents types ?

J'ai divisé chaque feuille étudiée en trois parties à peu près égales : une portion terminale A, une portion médiane B et une portion basilaire C, et j'ai déterminé le titre acidimétrique du jus dans ces différentes parties. *Celui-ci a présenté un maximum dans les régions d'accroissement.* Ainsi, pour une feuille à développement basipète (*Vitis*, *Quercus*), l'acidité augmente de A jusqu'à C ; si le développement est basifuge (*Phaseolus*, *Prunus*) c'est la partie terminale A qui est le plus acide ; c'est enfin la portion B lorsque l'accroissement est mixte (*Helianthus*).

Mais il y a plus. Lorsqu'on étudie une feuille composée, non seulement chaque foliole présente des relations identiques, mais encore les folioles les plus jeunes sont également les plus acides, qu'elles soient à la base (*Rubus*, *Ampelopsis*), au sommet (*Ailantus*) ou au milieu (*Dahlia*) de la feuille composée ; .....

Nom de la plante.	Partie de la plante.		Acidité relative en KOH $\frac{N}{50}$ par gramme frais (en c. c.).	Acidité relative en acide acétique par gramme frais (en milligr.).
		Développement basipète.		
Vitis vinifera.	Feuille....	A.....	22,7	27,2
		B.....	22,7	27,2
		C.....	22,9	27,4
Quercus robur *var.* pedunculata.	Feuille....	A.....	18,5	22,2
		B.....	20,4	24,4
		C.....	20,7	24,8
Ampelopsis hederacea.	Foliole....	A.....	14,8	17,7
		B.....	15,5	18,6
		C.....	26,7	32,0
	Foliole terminale.....		14,5	17,4
	— médiane.....		14,6	17,5
	— de la base		15,5	18,6
Rubus fruticosus.	Foliole....	A.....	18,9	22,6
		B.....	19,7	23,6
		C.....	20,2	24,2
	Foliole terminale		18,8	22,5
	— médiane.....		19,4	23,2
	— de la base.....		21,8	27,1
Rosa Banksii.	Foliole terminale.....		14,7	17,6
	— médiane.....		14,8	17,7
	— de la base.....		15,6	18,7
		Développement basifuge.		
Phaseolus vulgaris.	Feuille....	A.....	4,1	4,9
		B.....	3,5	4,2
		C.....	3,3	3,9
Weigelia rosea.	Feuille....	A.....	10,3	12,3
		B.....	9,7	11,6
		C.....	8,8	10,5
Ptelea trifoliata.	Foliole....	A.....	7,5	9,0
		B.....	7,1	8,5
		C.....	6,8	8,1
Ailantus glandulosa.	Foliole....	A.....	20,0	24,0
		B.....	14,0	16,8
		C.....	6,1	7,3
	Folioles du sommet.....		22,5	27,0
	— au-dessous.....		22,3	26,7
	— —		21,2	25,4
	— —		5,5	6,6

Nom de la plante.	Partie de la plante.		Acidité relative en KOH $\frac{50}{N}$ par gramme frais (en c. c.).	Acidité relative en acide acétique par gramme frais (en milligr.).
		Développement mixte.		
Helianthus lætifolius.	Feuille....	A.....	5,6	6,7
		B.....	6,3	7,5
		C.....	5,6	6,7
Dahlia variabilis.	Foliole....	A.....	4,1	4,9
		B.....	4,8	5,7
		C.....	3,4	4,0
	Foliole terminale.....		4,2	5,0
	— médiane.....		4,8	5,7
	— de la base.....		4,1	4,9

Tout ceci prouve bien que, *jusque dans les diverses régions d'une même feuille, les parties les plus jeunes paraissent posséder le plus fort titre acidimétrique, dû aux acides libres et demi-combinés.*

c. **Acidité dans les plantes panachées. Plantes étiolées.** — Les expériences précédentes m'ont amené à étudier l'acidité de plantes dites : *plantes panachées.*

Certaines feuilles de ces végétaux possèdent des taches blanchâtres, plus ou moins étendues ; quelquefois même des feuilles sont entièrement décolorées, dépourvues de chlorophylle. Ces surfaces qui respirent, mais n'assimilent pas, possèdent-elles une acidité différente des parties vertes ? Mes essais ont porté sur des feuilles panachées de *Pelargonium Salleroy*, de *Solanum tuberosum*, d'*Acer Negundo.*

Le titre acidimétrique a été trouvé différent, suivant que j'ai examiné les parties incolores ou les parties vertes de ces feuilles.

Nom de la plante.		Partie de la plante.	Acidité relative en KOH $\frac{N}{50}$ par gramme frais (en c. c.).	Acidité relative en acide acétique par gramme frais (en milligr.).
Pelargonium Salleroy.	I.	Partie blanche du limbe	1,3	1,5
		Partie verte	4,8	5,7
	II.	Partie blanche	1,2	1,4
		— verte	4,5	5,4
	III.	Partie blanche	1,6	1,9
		— verte	4,9	5,8
Acer Negundo.	I.	Partie blanche	12,6	15,1
		— verte	14,2	17,0
	II.	Partie blanche	19,0	22,8
		— verte	19,3	23,1
	III.	Feuille entièrement blanche	12,8	15,3
		Feuille tachetée	14,9	17,8
		Feuille entièrement verte	22,2	26,6
Solanum tuberosum.	I.	Partie blanche	2,4	2,8
		— verte	2,5	3,0
	II.	Partie blanche	3,2	3,8
		— verte	3,3	3,9

Ces résultats semblent donc indiquer que l'*assimilation chlorophyllienne favorise la production des acides organiques chez les végétaux, puisque les parties n'assimilant pas possèdent le plus faible titre acidimétrique.*

Est-ce à dire que les surfaces blanches, dépourvues de chlorophylle, n'ont pas la faculté de produire une certaine quantité d'acides organiques, et que l'acidité qu'on y constate est uniquement due à la diffusion des acides formés dans les parties vertes? Assurément non. Une plante peut ne pas assimiler et posséder cependant, la respiration amenant des oxydations plus ou moins complètes, des produits acides dans ses tissus. Ainsi un plant de haricot, ayant poussé dans une chambre noire, absolument dépourvu de chlorophylle par conséquent, possède néanmoins une acidité marquée dont la respiration est certainement la cause directe. Mais cette acidité ne tarde pas à augmenter peu à peu et pendant un certain temps, si on transporte ce

plant de haricot au dehors, c'est-à-dire si on le place dans des conditions favorables à l'assimilation.

	Phaseolus vulgaris.	Indications.	Acidité relative en KOH $\frac{N}{50}$ par gramme frais (en c. c.).	Acidité relative en acide acétique par gramme frais (en milligr.).
	20 juillet 1901.	Sortant de la chambre noire.....	1,2	1,4
I.	22 — —	A la lumière depuis deux jours.....	2,2	2,6
I.	23 — —	A la lumière depuis trois jours.....	2,6	3,1
I.	25 — —	A la lumière, bien vert.....	3,1	3,7
I.	27 — —	—	3,1	3,7
II.	26 juillet 1901.	Tiges étiolées sortant de la chambre noire.	1,8	2,1
II.	2 août —	Tiges devenues vertes..... ..	2,7	3,2
II.	26 juillet —	Feuilles étiolées sortant de la chambre noire.....	4,1	4,9
II.	2 août —	Feuilles devenues vertes.....	5,0	6,0

La formation des acides organiques par l'oxydation des hydrates de carbone, est, pour des parties de végétal comparables, plus forte dans les tissus verts que dans ceux dépourvus de chlorophylle.

d. **Variations de l'acidité au cours d'une même journée.** — Je montrerai plus loin, dans la deuxième partie de ce travail, que l'acidité relative des Crassulacées varie, dans de très grandes proportions, suivant qu'on la mesure le matin ou le soir.

Mayer admet que la désacidification à la lumière ne se constate que chez les plantes grasses. Pour Kraus, toutes les plantes présentent ce phénomène, et enfin, d'après Warburg, l'acidité de bon nombre de plantes diminue à la lumière, mais cette observation n'est pas générale ; elle se manifeste surtout chez les plantes protégées contre la transpiration.

J'ai effectué sur un certain nombre de plantes précédemment étudiées des expériences dans ce sens ; des feuilles tout à fait comparables, analysées les unes le matin, les autres le soir, m'ont montré que la désacidification diurne, sensible dans quelques espèces, est à peine appréciable dans quelques autres.

Nom de la plante.		Acidité relative en KOH $\frac{N}{50}$ par gramme frais (en c. c.).	Acidité relative en acide acétique par gramme frais (en milligr.).	$\frac{P-p}{p}$
Ptelea trifoliata.	Matin 6 heures.	6,3	7,5	2,02
	Soir 5 — ..	6,1	7,3	1,62
Evonymus europæus.	Matin 6 — ..	5,7	6,8	1,77
	Soir 5 — ..	5,6	6,7	1,65
Vitis vinifera.	Matin 6 — ..	22,7	27,2	2,64
	Soir 5 — ..	21,3	25,5	2,21
Ampelopsis hederacea.	Matin 6 — ..	18,2	21,8	2,92
	Soir 5 — ..	17,1	20,5	2,51
Phaseolus vulgaris.	Matin 6 — ..	3,6	4,3	7,99
	Soir 5 — ..	3,4	4,1	6,89
Spiræa opulifolia.	Matin 6 — ..	11,6	13,9	1,55
	Soir 5 — ..	9,6	11,5	1,39
Rosa Banksii.	Matin 6 — ..	15,7	18,8	1,55
	Soir 5 — ..	15,7	18,8	1,34
Cratægus pyracantha.	Matin 6 — ..	12,0	14,4	1,06
	Soir 5 — ..	11,3	13,5	1,06
Ribes Grossularia.	Matin 6 — ..	11,1	13,3	1,76
	Soir 5 — ..	10,8	12,9	1,46
Weigelia rosea.	Matin 6 — ..	9,2	11,0	2,37
	Soir 5 — ..	9,1	10,9	2,10
Dahlia variabilis.	Matin 6 — ..	3,0	3,6	6,11
	Soir 5 — ..	2,9	3,5	5,65
Ligustrum ovalifolium.	Matin 6 — ..	8,6	10,3	2,20
	Soir 5 — ..	8,2	9,8	2,02
Solanum tuberosum.	Matin 6 — ..	3,3	3,9	4,42
	Soir 5 — ..	3,2	3,8	4,38
Mercurialis annua.	Matin 6 — ..	5,0	6,0	3,16
	Soir 5 — ..	5,0	6,0	3,16

La lumière fait donc généralement perdre une certaine

proportion d'acides à la plupart des plantes ordinaires, mais cette diminution est loin d'être comparable à celle qui se produit chez les plantes grasses. Ces dernières, on le verra pour quelques Crassulacées, ont quelquefois, le soir, une acidité *à peine moitié de ce qu'elle était le matin.*

II. — TIGE.

a. **Acidité dans les différentes régions d'une même tige.** — Lorsqu'on mesure l'acidité relative des différentes régions d'une tige, on constate qu'elle diminue de plus en plus à mesure qu'on s'écarte du sommet.

Ce fait est normal et facile à interpréter. D'une part, les acides organiques prenant naissance dans les feuilles, sont distribués dans toute la plante, les tiges étant, d'après M. Berthelot, « le siège principal de la circulation des humeurs pendant la vie du végétal ». Or, les feuilles jeunes du sommet possèdent le plus fort titre acidimétrique ; rien d'étonnant à ce qu'il en soit de même pour la partie correspondante de la tige.

D'autre part, la tige participe au phénomène respiratoire, et même le plus souvent au phénomène assimilateur ; elle fabrique donc une certaine proportion d'acides organiques, et possède, par suite, une acidité de plus en plus faible, à mesure que la vie cellulaire est moins intense.

Enfin les bases du sol cheminant peu à peu par le système vasculaire, à travers la tige, jusque vers les régions supérieures, saturent, au fur et à mesure qu'elles les rencontrent, les acides organiques produits. On a ainsi un ensemble de raisons expliquant naturellement pourquoi, dans la majorité des cas, *l'acidité relative de la tige diminue, suivant qu'on la détermine dans des parties de plus en plus éloignées du sommet.*

Tout ceci ressort du tableau suivant :

Nom de la plante.	Tiges.	Acidité relative en KOH $\frac{N}{50}$ par gramme frais (en c. c.).	Acidité relative en acide acétique par gramme frais (en milligr.).	Alcalinité des cendres en KOH $\frac{N}{50}$ par gramme frais. (en c. c.)
Ptelea trifoliata.	Région du sommet..	8,5	10,2	2,0
	— au-dessous..	3,3	4.0	2,8
	— — ..	3,3	4,0	3,8
	— — ..	2,2	2,6	4,2
Evonymus europæus.	Région du sommet..	9,3	11,1	»
	— au-dessous..	6,2	7,4	»
	— — ..	5,5	6,6	»
	— — ..	4,3	5,1	»
Vitis vinifera.	Région du sommet..	12,9	15,4	»
	— au-dessous..	8,4	10,0	»
	— — ..	7,6	9,1	»
	— — ..	7,3	8,7	»
	— — ..	4,4	5,3	»
Ampelopsis hederacea.	Région du sommet..	7,0	8,4	2,2
	— au-dessous..	4,9	5,9	3,0
	— — ..	3,9	4,7	3,8
	— — ..	3,0	3,6	5,2
	— — ..	2,8	3,3	5,6
Phaseolus vulgaris.	Région du sommet..	3,3	3,9	»
	— au-dessous..	3,2	3,8	»
	— — ..	3,2	3,8	»
	— — ..	2,6	3,1	»
	— — ..	2,0	2,4	»
	— — ..	1,9	2,3	»
Prunus Myrobolana.	Région du sommet..	11,1	13,3	»
	— au-dessous..	8,8	10,5	»
	— — ..	7,5	9,0	»
Spiræa opulifolia.	Région du sommet..	13,3	15,9	»
	— au-dessous..	11,9	14,2	»
	— — ..	6,5	7,8	»
	— — ..	4,2	5,0	»
Rubus fruticosus.	Région du sommet..	26,4	31,6	10,0
	— au-dessous..	16,3	19,5	7,6
	— — ..	10,7	12,8	6,5
Fragaria vesca.	Région du sommet..	9,2	11,0	»
	— au-dessous..	7,9	9,5	»
	— — ..	7,6	9,1	»
	— — ..	7,6	9,1	»
Rosa Banksii.	Région du sommet..	17,7	21.2	7.0
	— au-dessous..	10,7	12,8	6,9
	— — ..	8,1	9,7.	6,7
	— — ..	7,4	8,9	6,5

Nom de la plante.	Tiges.	Acidité relative en KOH $\frac{N}{50}$ par gramme frais (en c. c.).	Acidité relative en acide acétique par gramme frais (en milligr.).	Alcalinité des cendres en KOH $\frac{N}{50}$ par gramme frais. (en c. c.)
Cratœgus pyracantha.	Région du sommet..	10,0	12,0	»
	— au-dessous..	7,1	3,5	»
	— — ..	4,4	5,2	»
Begonia semperfluens.	Région du sommet..	6,5	7,8	»
	— au-dessous..	6,6	7,9	»
	— — ..	6,4	7,6	»
	— — ..	7,4	9,8	»
	— — ..	7,4	9,8	»
Weigelia rosea.	Région du sommet..	10,0	12,0	7,7
	— au-dessous..	7,0	8,4	7,0
	— — ..	4,0	4,8	6,5
	— — ..	4,0	4,8	4,3
Dahlia variabilis.	Région du sommet..	4,9	5,8	»
	— au-dessous..	3,0	3,6	»
	— — ..	2,0	2,4	»
Ligustrum ovalifolium.	Région du sommet..	13,6	16,3	»
	— au-dessous..	9,4	11,2	»
	— — ..	4,6	5,5	»
	— — ..	2,4	2,9	»
Coleus Blumei. Variété rouge jaunâtre.	Région du sommet..	1,4	1,6	»
	— au-dessous..	0,8	0,9	»
	— — ..	0,7	0,8	»
Coleus Blumei. Variété rouge verdâtre.	Région du sommet..	2,0	2,4	»
	— au dessous..	1,0	1,2	»
	— — ..	0,9	1,0	»
Chenopodium album.	Région du sommet..	1,8	2,1	»
	— au-dessous..	1,3	1,5	»
	— — ..	0,8	0,9	»
Mercurialis annua.	Région du sommet..	4,5	5,4	»
	— au-dessous..	2,3	2,7	»
	— — ..	1,3	1,5	»

b. **Acidité des vrilles. Comparaison avec la tige et la feuille.** — Quelques espèces végétales présentent des rameaux foliaires développés en vrilles. Celles-ci possèdent une acidité marquée, allant également en diminuant à mesure qu'elles sont insérées plus loin du sommet de la tige.

Nom de la plante.	Partie de la plante.	Acidité relative. en KOH $\frac{N}{50}$ par gramme frais (en c. c.)	Acidité relative. en acide acétique par gramme frais (en milligr.)
Vitis vinifera.	Vrille n° 1.....	19,1	22,9
	— — 2.....	19,2	23,0
	— — 4.....	16,4	19,6
	— — 6.....	15,5	18,6
	— — 8.....	13,9	16,6
Ampelopsis hederacea.	Vrille n° 2.....	7,5	9,0
	— — 4.....	5,9	7,1
	— — 6.....	5,3	6,3
	— — 8.....	4,2	5,0

J'ajouterai que l'acidité de la vrille, comparée à celle de la feuille et de la tige correspondantes, présente des valeurs intermédiaires.

Voici quelques chiffres à ce sujet, comparant l'acidité relative de feuilles, vrilles et tiges, détachées simultanément du même végétal.

Nom de la plante.		Partie de la plante.	Acidité relative. en KOH $\frac{N}{50}$ par gramme frais (en c. c.)	Acidité relative. en acide acétique par gramme frais (en milligr.)
Vitis vinifera.	I.	Feuille.....	24,0	28,8
		Vrille.....	19,1	22,9
		Tige.....	12,9	15,5
	II.	Feuille.....	18,8	22,5
		Vrille.....	15,5	18,6
		Tige.....	7,3	8,7
Ampelopsis hederacea.	I.	Feuille.....	25,0	30,0
		Vrille.....	7,5	9,0
		Tige.....	7,0	8,4
	II.	Feuille.....	16,9	20,2
		Vrille.....	5,3	6,3
		Tige.....	3,9	4,7
	III.	Feuille.....	14,2	17,0
		Vrille.....	4,2	5,0
		Tige.....	2,8	3,3

En résumé : *la tige et la vrille présentent, comme la feuille, dans les parties jeunes, le maximum d'acidité relative, due aux acides libres et demi-combinés.*

III. — FLEUR.

a. **Acidité des fleurs à différents états de développement.** — Déjà en 1860, Isidore Pierre commençait à publier ses intéressantes recherches sur la migration des matières minérales chez les végétaux. MM. Berthelot et André ont, depuis lors, considérablement développé ce sujet, et nettement démontré que les principes immédiats, fabriqués la plupart dans les feuilles, cheminent à travers le végétal jusque dans les fleurs et les fruits.

En tout cas, que les acides organiques proviennent des feuilles, ou qu'ils soient fabriqués dans la fleur elle-même, laquelle respire activement et assimile par ses parties vertes, ils n'existent pas moins dans celle-ci en proportions variables, suivant le développement.

D'autre part, M. Charabot a montré qu'une essence de lavande, fabriquée avec des plantes portant des fleurs en boutons, possède une acidité plus grande que le produit obtenu avec des lavandes ayant leurs fleurs complètement épanouies.

Depuis longtemps, d'ailleurs, toute personne même étrangère aux études botaniques a pu remarquer que les fleurs de quelques Borraginées se comportent comme de véritables réactifs colorants, comparables à une teinture de tournesol sensible. Nettement rouges lorsqu'elles sont encore à l'état de bouton commençant à s'ouvrir, les fleurs de vipérine, bourrache, etc., en se développant, atténuent peu à peu la vivacité de leur couleur, si bien qu'une fois entièrement épanouies, elles ne tardent pas à présenter des pétales bleutés (1), par places, et bientôt entièrement colorés en bleu.

Ne vient-il pas naturellement à l'idée que l'acidité relative

(1) Le jus de ces fleurs passe au bleu ou au rouge suivant qu'on le traite par un alcali ou par un acide, et le virage se produit avec une grande netteté.

diminue au fur et à mesure du développement de la fleur?

Toutes ces remarques m'ont amené à étendre mes recherches à des espèces variées de plantes fleuries, et à doser l'acidité relative de fleurs prises à divers états de développement.

Mes essais effectués pendant l'été de 1901 ont porté, pour une même espèce, soit sur des fleurs en boutons, soit sur des boutons plus développés, soit sur des fleurs complètement épanouies, soit enfin sur des fleurs fanées, dont l'ovaire est déjà bien développé. Il m'a été toujours facile de trouver, sur une même culture, des plantes présentant des organes floraux à ces divers états ; mes expériences effectuées simultanément, le même jour (les conditions variables de sol, de milieu et autres sont ainsi éliminées), présentent toute la rigueur nécessaire pour établir des comparaisons de quelque valeur.

D'une façon générale elles m'ont amené à conclure que l'acidité relative de la fleur, parallèlement à ce qui se passe pour la tige et la feuille, diminue depuis son état en bouton jusqu'à son complet épanouissement. A partir de ce moment, lorsque la fleur commence à se faner, que les pétales sèchent, pendant que l'ovaire s'accroît, on constate une augmentation assez sensible de l'acidité. Tout l'effort vital est alors concentré vers la formation du fruit. Les travaux de MM. Petit, Gerber, Charabot, entre autres, nous ont suffisamment démontré que, plus tard, pendant la maturation, les fruits perdent une certaine quantité d'acides libres ; j'ai cru dès lors inutile d'insister sur ce sujet, et mes expériences ont spécialement porté sur les fleurs.

Nom de la plante.	Fleurs.	Acidité relative en KOH $\frac{N}{50}$ par gramme frais (en c. c.).	Acidité relative en acide acétique par gramme frais (en milligr.).
Pelargonium zonale.	Boutons jeunes	15,0	18,0
	— plus développés	13,7	16,4
	Fleurs épanouies	11,4	13,6

Nom de la plante.	Fleurs.	Acidité relative en KOH $\frac{N}{50}$ par gramme frais (en c. c.).	Acidité relative en acide acétique par gramme frais (en milligr.).
Balsamina hortensis.	Boutons jeunes	5,1	6,1
	— commençant à s'épanouir	3,2	3,8
	Fleurs épanouies	2,4	2,8
	— un peu fanées	3,0	6,0
Phaseolus vulgaris.	Boutons très jeunes	3,6	4,3
	— plus âgés	3,0	3,6
	— plus âgés	2,6	3,1
	Fleurs épanouies	2,1	2,5
	— commençant à se faner.	2,1	2,5
	— fanées (carpelle bien développé)	2,9	3,4
Rosa Banksii.	Boutons très jeunes	13,8	16,5
	— plus âgés	13,5	16,2
	— commençant à s'ouvrir	11,8	14,1
	Fleurs épanouies	8,9	10,6
	Fruit déjà développé	10,1	12,1
	— plus âgé	9,9	11,8
Fuchsia macrostegma.	Boutons jeunes	9,3	11,1
	— plus âgés	8,4	10,0
	Fleurs épanouies	4,0	4,8
	— fanées	6,3	7,5
Aster sedifolius.	Boutons jeunes	6,0	7,2
	— plus âgés	5,9	7,0
	Fleurs épanouies	5,2	6,2
	— commençant à se faner.	6,2	7,4
Helianthus lætifolius.	Boutons jeunes	6,4	7,6
	— commençant à s'épanouir	6,2	7,4
	Fleurs épanouies	5,7	6,8
	— commençant à se faner.	5,3	6,3
Dahlia variabilis.	Boutons jeunes	4,9	5,8
	— plus âgés	3,4	4,0
	commençant à s'ouvrir	2,8	3,3
	Fleurs épanouies	2,7	3,2
	— commençant à se faner.	3,6	4,3
Borrago officinalis (1).	Boutons très jeunes	3,4	4,0
	Fleurs épanouies (violettes)	2,9	3,4
	— — (bleues)	2,3	2,7
	— (pétales tombés)	2,6	3,1

(1) On verra plus loin à quelle pièce de la fleur la Bourrache doit son acidité.

Nom de la plante.	Fleurs.	Acidité relative en KOH $\frac{N}{50}$ par gramme frais (en c. c.).	Acidité relative en acide acétique par gramme frais (en milligr.).
Echium vulgare.	Boutons jeunes	2,6	3,1
	— commençant à s'ouvrir (violets)	2,5	3,0
	Fleurs épanouies (bleues)	2,1	2,5
	— fanées (pét. tombés)	2,7	3,2
Datura Stramonium.	Boutons jeunes	4,4	5,2
	— plus âgés	4,3	5,1
	Fleurs épanouies	3,1	3,7
	— fanées	3,1	3,7
Petunia nyctaginiflora.	Bouton commençant à s'ouvrir	4,0	4,8
	Fleur épanouie	3,9	4,6
	— fanée	6,1	7,3
Verbascum Thapsus.	Boutons jeunes	3,9	4,6
	— plus développés	2,7	3,2
	Fleurs épanouies	2,1	2,5
Antirrhinum majus.	Boutons jeunes	3,7	4,4
	— plus développés	2,8	3,3
	Fleurs épanouies	2,2	2,6

Les fleurs présentent donc un maximum d'acidité à leur état jeune, et un minimum lorsqu'elles sont complètement épanouies; je rappelle que c'est là un fait à rapprocher des expériences de M. Charabot qui a constaté, dans les essences, une augmentation de l'éthérification et corrélativement une diminution de l'acidité, à mesure que la fleur vieillit.

Mais j'ai poussé plus loin mes investigations.

b. **Acidité dans diverses pièces de la fleur.** — Il résulte des chiffres ci-dessus que l'acidité des fleurs augmente légèrement lorsqu'elles se fanent, pendant que l'ovaire s'accroît. J'attribue précisément cette augmentation de l'acidité à l'accroissement de l'ovaire, lequel est alors le siège de réactions cellulaires très intenses, et devient considérable par rapport au reste de la fleur.

Les dosages acidimétriques effectués sur divers

pièces florales vont me permettre de confirmer cette opinion.

Le tableau suivant contient un certain nombre d'analyses effectuées sur les sépales, pétales et carpelles de diverses fleurs différemment développées.

Nom de la plante.	Parties de la plante.		Acidité relative en KOH $\frac{N}{50}$ par gramme frais (en c. c.).	Acidité relative en acide acétique par gramme frais (en milligr.).
Phaseolus vulgaris.	Ovaire (périanthe tombé).	Très jeune	3,7	4,4
		Plus âgé	3,5	4,2
		—	3,1	3,7
		—	2,6	3,1
		—	2,3	2,7
Rosa Banksii.	Sépales.	Boutons très jeunes	14,5	17,4
		— plus développés.	12,1	14,5
		— commençant à s'ouvrir	11,5	13,8
		— plus développés.	11,4	13,6
		Fleurs épanouies	10,6	12,7
		— fanées (pét. secs)	10,2	12,2
		— (sép. jaunes adhérents au fruit)	9,2	11,0
	Pétales.	Boutons	18,8	22,5
		— plus âgés	14,4	17,2
		— commençant à s'ouvrir	11,6	13,9
		Fleurs épanouies	7,7	9,2
		— commençant à se faner	7,7	9,2
	Ovaire.	Boutons jeunes	4,4	5,2
		— plus développés.	4,5	5,4
		— commençant à s'ouvrir	4,8	5,7
		— plus développés.	7,5	9,0
		Fleurs épanouies	8,5	10,2
		— fanées (pét. secs)	10,1	12,1
		Fruit commençant à mûrir	6,8	8,1
Fuchsia macrostegma.	Ovaire.	Fleurs épanouies	3,7	4,4
		— fanées	3,7	4,4
		Fruits plus développés	2,0	2,4
		— rouges (mûrs)	1,0	1,2

Nom de la plante.	Parties de la plante.		Acidité relative en KOH $\frac{N}{50}$ par gramme frais (en c. c.).	Acidité relative en acide acétique par gramme frais (en milligr.).
Borrago officinalis (1).	Sépales.	Boutons	2,4	2,8
		Fleurs épanouies (violettes)	2,1	2,5
		— — (bleues)	1,9	2,2
		— (pétales tombés)	1,8	2,1
	Pétales.	Boutons	Neutre.	»
		Fleurs violettes	Neutre.	»
		— bleues	légèr. alcaline.	»
	Ovaire.	Pétales tombés	Neutre.	»
		Ovaire plus développé	Neutre.	»
Datura Stramonium.	Sépales.	Boutons	2,7	3,2
		— plus âgés	2,7	3,2
		Fleurs épanouies	2,5	3,0
		— fanées	2,1	2,5
	Pétales.	Boutons	3,1	3,7
		— plus âgés	3,0	3,6
		Fleurs épanouies	2,2	2,6
		— fanées	2,8	2,6
	Ovaire.	Boutons	5,0	6,0
		— plus âgés	6,2	7,4
		Fleurs épanouies	6,7	8,0
		— fanées	6,7	8,0
		Fruit plus âgé	4,5	5,4
		— —	3,8	4,5
		— —	3,3	3,9
Verbascum Thapsus.	Sépales.	Boutons	3,7	4,4
		— plus âgés	3,6	4,3
		Fleurs épanouies	3,2	3,8
	Pétales.	Boutons	2,9	3,4
		— plus âgés	2,0	2,4
		Fleurs épanouies	1,9	2,2
	Ovaire.	Pétales tombés	3,3	3,9
		Fruit plus âgé	3,0	3,6
Antirrhinum majus.	Ovaire.	Fleurs épanouies	3,0	3,6
		Pétales tombés	2,6	3,1
		Fruit plus âgé	1,9	2,2

Les sépales et les pétales détachés avec soin, présentent donc les relations d'acidité de la fleur entière, depuis l'état en bouton jusqu'à l'épanouissement; l'ovaire, au contraire, a une acidité qui, pendant ce temps, augmente légèrement. Puis, lorsque la

(1) L'acidité relative des fleurs de Bourrache provient donc, exclusivement, de l'acidité du calice.

fleur se fane, que les pétales et sépales sèchent et tombent, que l'ovaire a constitué le fruit, l'acidité décroît de nouveau peu à peu pendant la maturation.

Puisque l'acidité des sépales et des pétales diminue progressivement et que, d'autre part, celle des carpelles augmente d'abord pour diminuer ensuite à nouveau pendant la maturation, l'étude de fleurs dioïques telles que celles de *Begonia* doit *a priori*, fournir des résultats instructifs. Alors que la fleur femelle, par suite de la présence de carpelles, doit présenter des valeurs du même ordre que l'ensemble des fleurs (diminution de l'acidité pendant le développement, accroissement pendant le desséchement, et nouvelle diminution pendant la maturation du fruit), les fleurs mâles, au contraire, par suite de l'absence des carpelles, doivent subir un abaissement continu de l'acidité pendant toute la durée de la végétation.

C'est ce que l'expérience vient pleinement confirmer:

Nom de la plante.		Parties de la plante.	Acidité relative en KOH $\frac{N}{50}$ par gramme frais (en c. c.).	Acidité relative en acide acétique par gramme frais (en milligr.).
Begonia semperfluens (fleurs femelles).	I.	Boutons très jeunes.....	9,3	11,1
		— plus développés.	7,7	9,2
		Fleurs épanouies.....	6,1	7,3
		Carpelles légèrem. verts.	6,4	7,6
		— plus âgés.....	8,2	9,8
		— commençant à sécher.....	6,3	7,5
	II.	Boutons très jeunes.....	10,4	12,4
		Fleurs épanouies.....	6,9	8,2
		Carpelles légèrem. verts.	7,8	9,3
		— plus âgés.....	8,7	10,4
		— commençant à sécher.....	7,9	9,4
Begonia semperfluens (fleurs mâles).	I.	Boutons jeunes.....	7,8	9,3
		— plus développés.	7,8	9,3
		— demi-ouverts...	7,4	8,8
		Fleurs épanouies.....	7,4	8,8
		— fanées.....	5,2	6,2
	II.	Boutons très jeunes.....	8,9	10,7
		— plus âgés.....	9,0	10,8
		Fleurs épanouies.....	7,2	8,6
		— fanées.....	6,6	7,9

L'ensemble des données ci-dessus rend donc bien compte de ces faits, à savoir que :

L'acidité relative des fleurs (due aux acides libres et demi-combinés) diminue peu à peu pendant le développement.

Et cela parce que :

a) *L'acidité des sépales diminue à mesure que la fleur vieillit;*

b) *L'acidité des pétales présente la même relation.*

c) *L'acidité des carpelles augmente d'abord légèrement jusqu'au moment où la fleur commence à se faner, puis diminue ensuite.*

IV. — RÉSUMÉ DE LA PREMIÈRE PARTIE.

La répartition de l'acidité, due spécialement aux acides libres et demi-combinés, vient d'être étudiée dans les organes suivants : feuille, tige et fleur.

I. — J'ai observé que les acides végétaux sont en majeure partie fabriqués dans les feuilles jeunes; que ces feuilles possèdent un titre acidimétrique supérieur à celui des feuilles plus âgées; que les acides organiques, dans celles-ci, ont été peu à peu saturés ou éthérifiés; que dans les diverses régions d'une feuille, simple ou composée, les parties jeunes, encore en voie de croissance, présentent un maximum d'acidité relative.

La production des acides organiques paraît intimement liée à la respiration et à l'assimilation ; en effet, le titre acidimétrique de la feuille est supérieur à celui de la tige; celui des parties vertes des plantes panachées domine celui des parties blanches, et enfin chez les plantes étiolées, il augmente par l'exposition à la lumière.

II. — L'étude de la tige m'a fourni des relations du même ordre; l'acidité relative diminue à mesure qu'on la détermine dans des régions de plus en plus éloignées du sommet; les vrilles insérées sur une même tige ont une acidité intermédiaire entre celle de la feuille et de la tige

correspondantes, et de plus en plus faible à mesure qu'elles sont plus âgées.

III. — Quant au titre acidimétrique des fleurs, il décroît encore avec le développement, mais pour augmenter ensuite au moment où la fleur complètement épanouie commence à se faner. Les observations faites sur les sépales, les pétales et les carpelles, montrent que cette augmentation tardive est due à l'accroissement de l'ovaire, lequel devient alors très important, comparativement au reste de la fleur.

L'étude fort intéressante des fleurs dioïques confirme pleinement cette interprétation, puisque les fleurs femelles se comportent ainsi qu'il vient d'être dit pour les fleurs en général, alors que les fleurs mâles présentent, comme acidité, des nombres allant constamment en décroissant.

DEUXIÈME PARTIE

ACIDITÉ CHEZ QUELQUES PLANTES GRASSES DU GROUPE DES CRASSULACÉES

Les plantes étudiées jusqu'ici sont des plantes ordinaires, ne présentant au point de vue de la végétation aucun caractère bien spécial; les échanges gazeux qu'elles ont avec l'atmosphère sont parfaitement connus et ont fait l'objet de très nombreux mémoires.

Par contre, les plantes grasses qui, d'après M. Berthelot, sont « à respiration et échanges gazeux lents », présentent au point de vue de l'acidité des phénomènes particuliers ; la plupart contiennent une quantité relativement considérable d'acides végétaux, et cette teneur varie, suivant les circonstances, entre des limites très étendues ; de plus, l'acidité relative due aux acides libres et demi-combinés, peut ici être très facilement évaluée, parce que les virages des réactifs colorants employés ne présentent pas l'incertitude que l'on rencontre souvent dans les déterminations de même genre, chez les plantes ordinaires. En un mot, les différences entre ces deux catégories de plantes, sous le rapport de l'acidité, sont si notables, qu'elles justifient parfaitement la séparation que j'ai faite de leur étude, ainsi que l'examen plus approfondi de quelques Crassulacées, entrepris dans la deuxième partie de ce mémoire.

I. — ACIDITÉ RELATIVE (ACIDES LIBRES ET DEMI-COMBINÉS).

a. **Variations avec le développement.** — Des rosettes de *Sempervivum tectorum*, prises sur la même culture, à divers états de développement, se trouvant, par suite, dans les mêmes conditions de milieu, et différant seulement par leur âge, ont été analysées au point de vue de leur richesse en acide malique libre ou demi-combiné et ont donné les résultats suivants :

Date et heure de l'expérience.	Indication des rosettes.	Poids frais. gr.	KOH $\frac{N}{50}$ par gram. frais (en c. c.).	Acide malique par gram. frais (en milligr.).
20 juillet 1901. 4 heures matin.	Rosette jeune.....	0,635	5,8	7,7
	— plus âgée..	5,155	4,0	5,3
20 juillet 1901. 2 heures soir.	Rosette jeune.....	0,971	2,4	3,2
	— plus âgée..	4,285	2,3	3,1
21 août 1901. 5 heures matin.	Rosette jeune.....	0,089	7,8	10,4
	— plus âgée..	0,965	6,1	8,1
	— — ..	1,555	6,1	8,1
	— — ..	3,826	6,0	8,0
21 août 1901. 5 heures soir.	Rosette jeune.....	0,057	3,5	4,7
	— plus âgée..	0,120	3,3	4,4
	— — ..	0,670	3,2	4,3
	— — ..	0,703	3,2	4,3
	— — ..	2,553	3,3	4,4
	— — ..	3,898	3,0	4,0

Bien que les différences soient faibles, la quantité d'acides organiques semble diminuer *légèrement* à mesure qu'on s'adresse à des plantes plus âgées.

M. Aubert est arrivé à une conclusion opposée (1) : « Les rosettes jeunes de *Sempervivum*, dit-il, renferment une faible proportion d'acide malique ; à mesure qu'elles se développent, elles contiennent une plus grande quantité d'acide... »

Cependant, si on examine les trois premiers résultats de

(1) Thèse Aubert, p. 24.

ses expériences, on est frappé de voir des pieds de *Sempervivum tectorum*, présentant entre eux des différences de poids relativement considérables ($0^{gr},0294$, $0^{gr},1364$, $0^{gr},4756$) posséder respectivement $0^{mgr},90$, $0^{mgr},86$ et $0^{mgr},84$ d'acide malique par gramme frais; cela indique bien que, conformément à mes propres expériences : *la richesse en acide malique des rosettes de Sempervivum diminue, mais très légèrement, à mesure qu'elles se développent.*

b. **Répartition dans les différentes feuilles d'une même plante.** — MM. Hugo de Mohl (1), Kraus (2), de Vries (3), en particulier, ont depuis longtemps observé que les plantes grasses, par un séjour de quelques heures à l'obscurité, s'enrichissent fortement en acides organiques, et que ces derniers disparaissent ensuite partiellement, et peu à peu, à la lumière du jour.

Ce fait est exact; je l'ai très souvent vérifié; on va voir qu'il est important d'en tenir compte dans les déterminations effectuées sur les plantes grasses.

De ses expériences, M. Aubert (4) a conclu que « la richesse en acide malique des feuilles des Crassulacées croît, depuis le bourgeon terminal, jusqu'en un point de la tige dont les feuilles ont à peu près atteint leur développement maximum; puis elle décroît chez les feuilles adultes qui commencent à subir une altération, sans que la proportion de l'acide organique y devienne cependant négligeable ».

Ces données sont loin d'être suffisantes; j'ai essayé de les compléter, et de justifier ainsi cette partie de mon travail.

Le tableau suivant résume quelques-uns des nombreux résultats obtenus avec quelques Crassulacées, en opérant sur des feuilles détachées d'après une ligne allant du centre de la rosette à la périphérie; les expériences ont été faites

(1) *Loc. cit.*
(2) *Loc. cit.*
(3) *Loc. cit.*
(4) *Loc. cit.*, p. 29.

les unes le matin, à la première heure, les autres le soir, lorsque le végétal a reçu la lumière directe du soleil, pendant plusieurs heures.

	Date et heure de l'expérience.	Poids frais des feuilles. gr.	KOH $\frac{N}{50}$ par gramme frais (en c. c.).	Acide malique par gramme frais (en milligr.).
		1° *Sempervivum tectorum.*		
I.	22 août 1901 5 heures *matin.*	0,047	4,2	5,6
		0,095	4,2	5,6
		0,255	4,3	5,7
		0,550	7,8	10,4
		1,165	7,6	10,2
		1,685	4,0	5,3
	23 août 1901 5 heures *soir.*	0,037	2,7	3,6
		0,385	2,5	3,3
		0,420	2,3	3,0
		0,535	2,2	2,9
		0,592	1,8	2,4
		1,555	1,2	1,6
II.	12 avril 1902 7 heures *matin.*	0,055	1,8	2,4
		0,134	2,2	2,9
		0,322	2,7	3,6
		0,557	3,0	4,0
		1,012	4,4	5,9
		1,139	3,5	4,5
	18 avril 1902 5 heures *soir.*	0,132	2,2	2,9
		0,202	1,9	2,5
		0,375	1,3	1,7
		0,690	1,0	1,3
		0,948	1,0	1,3
		0,700	0,9	1,2
		2° *Echeveria glauca.*		
I.	26 août 1901 5 heures *matin.*	0,184	4,3	5,7
		0,291	4,4	5,9
		0,695	5,6	7,5
		2,247	7,6	10,2
		3,618	8,4	11,2
	26 août 1901 3 heures *soir.*	0,065	3,8	5,1
		0,200	3,7	4,9
		0,270	3,7	4,9
		0,965	3,0	4,0
		2 622	3,0	4,0
		3,956	2,8	3,7

	Date et heure de l'expérience.	Poids frais des feuilles. gr.	KOH $\frac{N}{50}$ par gramme frais (en c. c.).	Acide malique par gramme frais (en milligr.).
II.	19 septembre 1901 7 heures *matin.*	0,375	3,2	4,2
		3,091	3,0	6,7
		2,902	6,4	8,5
		3,017	7,1	9,5
	19 septembre 1901 4 heures *soir.*	0,300	3,0	4,0
		1,262	2,7	3,6
		1,987	1,7	2,2
		2,845	1,1	1,4
III.	6 mars 1902 7 heures *matin.*	0,218	4,1	5,5
		0,780	5,3	7,1
		1,412	5,4	7,2
		2,001	4,0	5,3
	6 mars 1902 2 heures *soir.*	0,392	2,0	2,6
		0,830	1,8	2,4
		1,269	1,5	2,0
		1,580	1,0	1,3

Le simple examen de ce tableau permet de faire les remarques suivantes :

1° La répartition de l'acide malique libre ou demi-combiné, dans les Crassulacées, est sensiblement conforme, le matin, à la règle énoncée par M. Aubert ; *toutefois ce sont seulement les feuilles les plus externes qui présentent une légère diminution dans la teneur en acides* ; et même cette diminution ne peut être donnée comme générale, puisqu'elle ne s'est pas manifestée dans toutes les expériences faites avec les *Echeveria*.

2° *La lumière ne provoque pas seulement des changements dans la teneur des feuilles des Crassulacées, en acides organiques, fait connu depuis longtemps ; elle influe aussi sur la répartition de ces mêmes acides ; celle-ci est, le soir, de sens diamétralement opposé à ce qu'elle était le matin* (1).

3° *Les variations dans la teneur individuelle des diverses feuilles, examinées le matin et le soir, sont considérables pour les feuilles périphériques ; les feuilles centrales plus ou moins*

(1) L'expérience que voici vient encore confirmer ce résultat : au début d'une belle journée de septembre 1901 (le 26), j'ai placé un pied d'*Echeveria*

imbriquées les unes sur les autres, par conséquent moins exposées à la lumière, présentent de faibles oscillations.

Ces faits, ainsi brièvement résumés, montrent combien le contenu cellulaire des plantes grasses est variable, suivant qu'on l'examine après quelques heures d'obscurité ou de lumière, et combien il est nécessaire de faire des réserves dans l'énoncé des lois de répartition de l'acidité, chez ces plantes.

c. **Répartition dans les différentes régions d'une même feuille.** — Il résulte des expériences de M. Aubert (1) sur le *Crassula arborescens*, et des miennes sur le *Sempervivum tectorum*, l'*Echeveria glauca*, le *Sedum Telephium*, que les acides libres ou demi-combinés ne sont pas également répartis dans une même feuille de Crassulacée.

Si on divise cette feuille en trois parties : une terminale A, une médiane B, et une basilaire C, et qu'on détermine dans chacun de ces fragments le titre acidimétrique, on constate qu'il va en diminuant de A jusqu'à C.

moitié à la lumière solaire directe, moitié à une lumière diffuse très peu intense. L'analyse effectuée le soir m'a donné :

	Poids frais des feuilles. gr.	KOH $\frac{N}{50}$ par gramme frais (en c. c.).	Acide malique par gramme frais (en milligr.).
Moitié de la plante *au soleil.*	0,552	2,7	3,6
	1,093	1,8	2,4
	3,158	1,3	1,7
	2,063	1,0	1,3
Moitié de la plante *peu éclairée.*	0,945	2,7	3,6
	3,370	4,3	5,7
	3,800	5,0	6,7
	3,200	5,3	7,1

Ainsi donc, sur la *même plante*, la série de feuilles exposée au soleil présente une répartition des acides *diamétralement opposée* à la série qui a reçu très peu de lumière ; dans ce dernier cas, l'acide malique est réparti de la même façon que le matin.

(1) *Loc. cit.*, p. 30.

Nom de la plante.	Date et heure de l'expérience.	Portion de la feuille.	Poids frais. gr.	KOH $\frac{N}{50}$ par gramme frais (en c. c.).	Acide malique par gramme frais (en milligr.).
Sempervivum tectorum.	22 août 1901 6 heures matin.	A	0,165	6,0	8,0
		B	0,635	5,0	6,7
		C	0,835	2,1	2,8
	22 août 1901 3 heures soir.	A	0,315	1,5	2,0
		B	0,628	1,1	1,4
		C	0,570	1,0	1,3
Echeveria glauca (1).	23 août 1901 6 heures matin.	A	1,232	11,0	14,7
		B	1,845	9,7	13,0
		C	1,825	8,2	11,0
		D	2,292	4,4	5,9
	23 août 1901 3 heures soir.	A	1,405	6,2	8,3
		B	1,980	4,9	6,5
		C	2,130	3,6	4,8
		D	3,313	3,1	4,1
Sedum Telephium.	21 août 1901 2 heures soir.	A	0,255	2,7	3,6
		B	0,385	2,5	3,3
		C	0,285	2,1	2,8

Chez quelques Crassulacées, la richesse en acide malique, dans une même feuille, décroît donc de la partie terminale jusqu'à la base. Il y a cependant à cette règle des exceptions. M. Kraus (2), en effet, a montré que l'inverse avait lieu pour les feuilles de *Bryophyllum*, dans lesquelles la partie basale possède le plus fort titre acidimétrique.

II. — ALCALINITÉ DES CENDRES (ACIDES COMBINÉS).

Parallèlement à l'étude de la répartition des acides libres et demi-combinés, j'ai pensé qu'il serait de quelque intérêt de mesurer dans une série de feuilles d'une Crassulacée, et dans une même feuille, l'alcalinité des cendres, laquelle donne une valeur *approximative* des acides combinés. Ces recherches m'ont permis de faire quelques observations dignes d'être signalées, et d'établir des relations intéressantes avec l'acidité relative, que j'ai eu soin de déterminer en même temps.

(1) Les feuilles d'Echeveria ont été divisées, du sommet à la base, en quatre parties : A, B, C, D.

(2) *Annales agronom.*, t. X, p. 238.

a. **Répartition dans les différentes feuilles d'une même plante.** — Le tableau ci-dessous résume quelques-uns des résultats obtenus au point de vue de l'acidité relative, de l'acidité due aux acides combinés, et du rapport trouvé entre les acides combinés et les acides relatifs ; ils proviennent d'analyses effectuées sur des feuilles de Crassulacées détachées du pied, comme précédemment, c'est-à-dire d'après une ligne allant du centre de la rosette à la périphérie.

Nom de la plante.	Date de l'expérience.	Numéro d'ordre des feuilles.	KOH $\frac{50}{N}$ par gram. frais (en c.c.) due aux acides combinés.	KOH $\frac{50}{N}$ par gram. frais (en c.c.) due aux acidité relative.	Rapport de l'acidité due aux acides combinés à l'acidité relative.
Sempervivum tectorum.	12 avril 1902 *matin.*	2	2,5	1,8	1,38
		4	3,7	2,2	1,68
		6	7,2	2,7	2,66
		8	7,7	3,0	2,56
		10	11,3	4,4	3,27
		12	15,7	3,5	4,65
	Résultat moyen.....		11,33	3,57	3,17
	18 avril 1902 *soir.*	2	3,7	2,2	1,68
		4	4,1	1,9	2,15
		6	5,5	1,3	4,23
		8	7,2	1,0	7,20
		10	12,1	1,0	12,10
		12	15,2	0,9	16,80
	Résultat moyen.....		11,44	1,18	9,69
Echevaria glauca.	6 mars 1902 *matin.*	2	4,8	4,1	1,17
		4	6,6	5,3	1,24
		6	7,1	5,4	1,31
		8	7,4	4,0	1,85
	Résultat moyen.....		7,04	4,76	1,47
	6 mars 1902 *soir.*	2	7,0	2,0	3,50
		4	7,8	1,8	4,33
		6	7,7	1,5	5,13
		8	8,9	1,0	8,90
	Résultat moyen.....		8,01	1,44	5,56
	8 mars 1902 *matin.*	2	8,1	4,4	1,84
		4	10,1	5,4	1,87
		6	11,8	5,8	2,03
		8	12,3	4,4	2,79
	Résultat moyen.....		11,64	5,07	2,29
	8 mars 1902 *soir.*	2	8,7	2,4	3,62
		4	9,8	2,3	4,26
		6	11,3	2,3	4,91
		8	12,7	1,4	9,07
	Résultat moyen.....		11,34	1,96	5,78

Les chiffres ci-dessus permettent de constater que dans les Crassulacées :

1° *Les nombres représentant la teneur des feuilles en acides combinés (mesurée par l'alcalinité des cendres) vont en augmentant à mesure qu'on examine des feuilles plus âgées ;*

2° *Ils sont sensiblement les mêmes le matin et le soir ; la diminution diurne de l'acidité relative n'est donc pas due à la saturation des acides organiques par les bases* (1) ;

3° *Les acides libres et demi-combinés présentent les répartitions distinctes et opposées déjà indiquées pour le matin et le soir* (Voy. p. 42) ;

4° *Le rapport qui existe entre l'acidité due aux acides combinés et l'acidité relative, croît à mesure que l'on observe des feuilles plus rapprochées de la périphérie ; par suite de la désacidification diurne, ce rapport est beaucoup plus grand le soir que le matin.*

b. **Répartition dans les différentes régions d'une même feuille.** — J'ai indiqué précédemment que l'acidité relative, dans une feuille d'*Echeveria*, décroît de la partie terminale à la base. L'alcalinité des cendres suit une marche semblable :

(1) Un certain nombre d'autres expériences ont été effectuées en opérant sur des feuilles détachées le matin de la plante mère et exposées au soleil. L'acidité relative diminue peu à peu, comme pour les feuilles du pied primitif ; les acides combinés restent, au contraire, en quantité équivalente à celle du matin. On conçoit, d'ailleurs, que la feuille n'ayant plus ici de communication avec la plante, la disparition de l'acidité relative ne soit pas due à la saturation des acides libres, par les bases du sol. Cette expérience ne fait que confirmer des recherches analogues de M. Kraus et de M. de Vries.

Nom de la plante.	Date de l'expérience.	Partie de la feuille.	KOH $\frac{N}{50}$ par gram. frais (en c.c.) due aux acides combinés.	KOH $\frac{N}{50}$ par gram. frais (en c.c.) due aux acidité relative.	Rapport de l'acidité due aux acides combinés à l'acidité relative.
Echeveria glauca.	19 février 1902 *matin.*	A	14,4	6,7	2,14
		B.....	9,3	4,5	2,08
		C.....	6,9	3,3	2,06
	Résultat moyen.....		8,80	4,25	2 07
	19 février 1902 *soir.*	A	13,2	4,6	2,86
		B.....	9,0	3,2	2,80
		C.....	8.9	3,0	2,96
	Résultat moyen.....		9,54	3,25	2,93
	14 avril 1902 *matin.*	A	8,0	8,6	0,93
		B.....	6,8	7,1	0,96
		C.....	5,7	5,0	1,14
	Résultat moyen.....		6,75	6,65	1,01
	14 avril 1902 *soir.*	A	6,4	2,8	2,28
		B.....	6,3	2,7	2,33
		C.....	5,9	2,4	2,45
	Résultat moyen.....		6,29	2,64	2,38

Ces résultats montrent que dans une même feuille de l'espèce étudiée :

1° *Les acides combinés diminuent de la partie terminale à la partie basilaire de la feuille ;*

2° *Il existe un rapport sensiblement constant entre l'acidité due aux acides combinés et l'acidité relative ; ce rapport est plus ou moins élevé suivant l'heure du jour où l'analyse est effectuée.*

L'étude des acides combinés chez les Crassulacées ne me retiendra pas plus longtemps. Puisque, en somme, la quantité d'acide à l'état de sels neutres, déterminée par l'alcalinité des cendres, change peu dans une journée et que, d'autre part, l'acidité relative subit des variations périodiques profondes et très particulières, c'est cette acidité due aux acides libres et demi-combinés qui présente seule de l'intérêt. C'est sur elle que porteront spécialement les recherches ultérieures sur l'acidité.

III. — TENEUR EN EAU ET TRANSPIRATION. — RELATIONS AVEC L'ACIDITÉ.

Il me paraît nécessaire de faire suivre les dosages d'acidité de quelques remarques faites au cours de ce travail, relatives à la teneur en eau et à la transpiration des Crassulacées.

On a voulu voir, à mon avis, des relations par trop étroites entre, d'une part, les acides organiques libres et demi-combinés contenus dans la plante, et, d'autre part, la richesse en eau et la transpiration de cette même plante. Certains de mes résultats diffèrent sensiblement de ceux déjà publiés ; c'est pourquoi je crois utile de m'étendre quelque peu sur ce sujet.

a. **Répartition de l'eau dans les différentes feuilles d'une même plante.** — « La courbe de la proportion d'eau, dans les Crassulacées, dit M. Aubert (1), s'élève graduellement à partir des feuilles du centre de la rosette, atteint son maximum intéressant les feuilles de la région moyenne, puis descend peu à peu, montrant que les feuilles adultes de la périphérie sont de moins en moins riches en eau. »

J'ai effectué de nombreux dosages sur des feuilles de Crassulacées de plus en plus âgées, et voici quelques-unes des valeurs de $\frac{P-p}{p}$:

(1) *Loc. cit.*, p. 58.

NOM de la plante.	DATE de l'expérience.	Valeurs de $\frac{P-p}{p}$ pour les feuilles numéros : 2	4	6	8	10	12
Sempervivum tectorum (1).	23 août 1901 (5 h. 1/2 matin).	9,83	10,17	10,87	10,10	12,88	18,84
	23 août 1901 (5 h. 1/2 soir).	8,50	9,86	9,83	11,34	15,17	20,55
	18 avril 1902 (8 h. matin).	11,76	12,12	12,29	13,45	13,54	13,67
	18 avril 1902 (4 h. soir).	12,00	12,45	13,09	13,16	13,07	13,47
Echeveria glauca.	26 août 1901 (6 h. matin).	10,00	11,97	14,81	18,48	18,83	»
	26 août 1901 (4 h. soir).	10,66	10,99	11,75	15,36	19,88	18,70
	8 mars 1902 (8 h. matin).	11,22	14,04	16,59	18,25	»	»
	8 mars 1902 (5 h. soir).	12,75	13,02	15,42	14,12	»	»

Comme on le voit, ces résultats diffèrent légèrement de ceux obtenus par M. Aubert : *la proportion d'eau ne croît pas seulement avec le développement des feuilles, jusqu'à la région moyenne de la rosette, mais bien depuis le centre où se trouvent les feuilles les plus jeunes, jusqu'à la périphérie, ou du moins jusqu'aux feuilles très proches de la périphérie.*

b. **Relations entre la teneur en eau et l'acidité.** — Le rapide aperçu précédent, sur la teneur en eau des diverses feuilles d'une Crassulacée, complète les données déjà fournies par M. Aubert sur ce sujet.

Or, M. Hugo de Vries, et après lui, M. Aubert, ont indiqué que le maximum d'acidité, dans les Crassulacées, correspond au maximum de la teneur en eau. En réalité, cette proposition

(1) Le 26 août 1901, j'ai détaché de deux en deux les feuilles d'une rosette de *Sempervivum*, en suivant la spire d'insertion de ces feuilles. J'ai ainsi obtenu 30 feuilles dont j'ai fait 6 groupes de cinq, et j'ai dosé l'eau dans chacun d'eux. Les nombres obtenus pour $\frac{P-p}{p}$ ont été respectivement, en partant des groupes les plus jeunes et continuant par les plus âgés : 6,88 — 8,26 — 9,09 — 10,33 — 11,63 — 11,62.

se trouve bien souvent en défaut. Elle n'est admissible que lorsqu'on considère les résultats fournis par les analyses effectuées de grand matin : à ce moment, en effet, le maximum du rapport $\frac{P-p}{p}$ correspond à peu de chose près, pour une même série de feuilles, au maximum d'acidité relative. Par contre, la même comparaison n'est plus possible le soir, après que la plante a subi quelques heures d'insolation : les acides libres et demi-combinés sont, ainsi que je l'ai indiqué, répartis d'une façon toute différente du matin, bien que la proportion d'eau présente la même répartition dans les deux cas. Mais j'ai déjà indiqué que l'alcalinité des cendres déterminée soit le matin, soit le soir, augmente peu à peu, à mesure qu'on la considère chez des feuilles plus âgées. Or, les travaux de M. Jumelle (1) ont démontré que les « sels élèvent la proportion d'eau dans la plante » et favorisent le développement du parenchyme; par suite, la répartition de l'eau dans les Crassulacées paraît donc être plutôt en relation avec la quantité de sels contenus dans les diverses feuilles, qu'avec leur teneur en acide malique libre ou demi-combiné.

Il n'existe donc pas toujours dans les feuilles des Crassulacées un rapport direct entre la proportion d'eau qu'elles contiennent et leur acidité relative; cette proportion d'eau paraît plutôt liée à la quantité de sels renfermés dans les diverses feuilles.

c. **Transpiration des différentes feuilles d'une même plante.** — La détermination de la quantité d'eau transpirée par gramme de plante fraîche, et pendant une heure d'expérience, a été faite par la méthode de la perte de poids, et cela le matin et le soir, c'est-à-dire à des moments où les feuilles présentent une répartition si différente de l'acide malique. Les séries de nombres obtenus, dans les deux cas, sont de même nature, et ont un point minimum correspondant aux feuilles proches de la périphérie.

(1) Jumelle, *Recherches physiologiques sur le développement des plantes annuelles.* (Thèse de doctorat ès sciences. Paris, 1889, p. 75).

Le tableau suivant a été dressé en résumant les expériences effectuées sur des *Sempervivum tectorum* et des *Echeveria glauca*, le 18 avril et le 17 mai 1902 ; la dernière colonne indique la teneur en acide malique de feuilles comparables à celles qui ont servi à mesurer la transpiration.

NOM de la plante.	DATE et heure de l'expérience.	NUMÉRO d'ordre des feuilles.	POIDS FRAIS.	PERTE en 2 heures.	PERTE en milligr. par heure et par gramme de poids frais.	ACIDE MALIQUE par gramme de poids frais.
			gr.	gr.		milligr.
Sempervivum tectorum.	18 avril 1902 (8 h. matin).	3	0,166	0,0055	16,5	6,7
		5	0,269	0,009	16,7	8,7
		7	0,413	0,008	9,6	9,5
		9	0,737	0,0095	6,4	11,1
		11	1,120	0,010	4,4	11,1
		13	1,600	0,0205	6,5	7,7
	18 avril 1902 (4 h. soir).	3	0,065	0,0015	11,5	3,6
		5	0,323	0,006	9,2	3,3
		7	0,592	0,0085	7,1	2,6
		9	0,708	0,0095	6,7	2,5
		11	1,252	0,012	4,7	2,1
		13	1,592	0,024	7,5	1,8
Echeveria glauca.	17 mai 1902 (8 h. matin).	2	0,087	0,011	63,2	2,8
		4	0,168	0,018	53,5	3,3
		6	0,642	0,022	17,1	5,1
		8	1,399	0,011	3,7	6,1
		10	2,060	0,011	2,6	5,6
		12	2,485	0,014	2,8	4,8
	17 mai 1902 (4 h. soir).	2	0,158	0,010	31,6	2,1
		4	0,325	0,017	26,1	2,0
		6	0,625	0,020	16,0	1,4
		8	1,421	0,029	10,1	1,0
		10	2,688	0,017	3,3	0,9
		12	2,966	0,037	6,2	0,9

Comme l'a fort bien dit M. Aubert, *la quantité d'eau transpirée par les diverses feuilles d'une Crassulacée diminue, depuis celles qui occupent le centre de la rosette, jusque vers les feuilles proches de la périphérie.*

Ces expériences concordent parfaitement avec la théorie

de M. Wiesner (1) sur les rapports qui existent chez une plante entre la transpiration et l'accroissement : celui-ci étant d'autant plus faible que celle-là est plus forte.

Mais si j'ai ainsi énuméré avec détail un certain nombre de résultats, c'est afin de les examiner de plus près, et de les interpréter peut-être autrement que ne l'a fait M. Aubert dans son travail.

d. **Relations entre la transpiration et l'acidité.** — « La courbe de l'eau transpirée, dit M. Aubert (2), présente un minimum correspondant au maximum d'acide malique. » S'il en est ainsi, s'il y a réellement une relation nette et d'ordre inverse, entre la transpiration des Crassulacées et leur teneur en acide malique, si le minimum de transpiration correspond bien au maximum d'acide malique libre ou demi-combiné, les nombres représentant la quantité d'eau transpirée doivent former deux séries opposées, une pour le matin, l'autre pour le soir; fournis par les expériences du matin, ils doivent être, pour un même pied de Crassulacée, d'autant plus faibles qu'ils ont été déterminés avec des feuilles plus âgées; au contraire, obtenus dans les dosages du soir, ils doivent augmenter peu à peu, à mesure qu'on s'adresse à des feuilles plus éloignées du centre de la plante (on a vu, en effet, que la répartition de l'acide malique libre ou demi-combiné est, le soir, diamétralement opposée à ce qu'elle était le matin).

Or, l'expérience prouve, on vient de le voir, que malgré une répartition différente de l'acidité relative, la transpiration suit, soir et matin, la même loi.

Il faut donc conclure *que la transpiration d'une série de feuilles, dans une Crassulacée, est au maximum dans les feuilles jeunes, proches du sommet, et au minimum dans les feuilles adultes, très voisines de la périphérie, et cela indépendamment de l'acidité relative de ces mêmes feuilles.*

La cause de cette transpiration particulière doit donc être

(1) *Berichte der deutsch, bot. Ges.*, mars 1891.
(2) *Loc. cit.*, p. 61.

cherchée ailleurs que dans la plus ou moins grande richesse des organes en acide malique libre ou demi-combiné.

Elle paraît résider, à mon avis, dans la quantité différente de sels contenus dans les diverses feuilles de la plante. J'ai montré que l'alcalinité des cendres, et par suite la proportion de sels minéraux, dans les Crassulacées, est bien plus considérable dans les feuilles adultes que dans les feuilles jeunes et indépendantes de l'heure du jour à laquelle on la détermine. C'est précisément cette proportion de sels qui paraît influer sur la plus ou moins grande quantité d'eau transpirée. Car s'il est vrai que, d'après les expériences de M. Aubert (1), l'évaporation d'une solution d'acide malique est plus lente que celle de l'eau distillée, il ne faut pas oublier que les recherches de M. Bürgestein (2) et de M. Jumelle (3) ont démontré l'influence également retardatrice des sels minéraux contenus dans la plante, sur la transpiration de celle-ci.

J'ai d'ailleurs, de mon côté, effectué *in vitro* quelques expériences me permettant, jusqu'à un certain point, de confirmer cette opinion. Des solutions de malate neutre de potasse additionnées ou non d'acide malique, ont été faites de telle sorte qu'un volume donné (5 centimètres cubes) contienne respectivement une dose de sel à peu près correspondante à celle qui se trouve dans des feuilles différentes de *Sempervivum*; ces solutions ont été mises à évaporer dans une série d'éprouvettes de semblable dimension, placées dans un endroit obscur, privé d'humidité par l'acide sulfurique.

La perte de poids subie par les diverses solutions a été trouvée plus faible que celle fournie par le même volume d'eau distillée, et d'autant moindre, jusqu'à une certaine limite, que la concentration était plus forte :

(1) *Loc. cit.*, p. 72.
(2) *Ueber der Einfluss äusserer Bedingungen auf die Transpiration*, 1876.
(3) *Loc. cit.*, p. 75.

	DÉSIGNATION DES SOLUTIONS.	TEMPÉRATURE.	DURÉE de l'expérience.	PERTE TOTALE.	PERTE en une heure.
		degrés.	heures.	gr.	gr.
I.	5cc. = Eau distillée	15	2	0,052	0,0260
	5cc. = 0gr,0067 d'acide malique à l'état de malate neutre de potasse	»	»	0,050	0,0250
	5cc. = 0gr 0134 d'acide malique à l'état de malate neutre de potasse	»	»	0,045	0,0225
	5cc. = 0gr,0201 d'acide malique à l'état de malate neutre de potasse	»	»	0,051	0,0225
	5cc. = Eau distillée	15	18	0,478	0,0265
	5cc. = 0gr,0067 d'acide malique à l'état de malate neutre de potasse	»	»	0,475	0,0263
	5cc. = 0gr,0134 d'acide malique à l'état de malate neutre de potasse	»	»	0,448	0,0248
	5cc. = 0gr,0201 d'acide malique à l'état de malate neutre de potasse	»	»	0,456	0,0253
II.	5cc. = Eau distillée	15	2	0,052	0,0260
	5cc. = 0gr,0134 d'acide malique à l'état de bimalate de potasse	»	»	0,046	0,0230
	5cc. = 0gr,0264 d'acide malique à l'état de bimalate de potasse	»	»	0,046	0,0230
	5cc. = 0gr,0402 d'acide malique à l'état de bimalate de potasse	»	»	0,050	0,0250
	5cc. = Eau distillée	15	18	0,478	0,0265
	5cc. = 0gr,0134 d'acide malique à l'état de bimalate de potasse	»	»	0,445	0,0247
	5cc. = 0gr,264 d'acide malique à l'état de bimalate de potasse	»	»	0,420	0,0233
	5cc. = 0gr,402 d'acide malique à l'état de bimalate de potasse	»	»	0,446	0,0247

Bien que ces expériences s'écartent sensiblement des conditions normales de vie de la plante, elles concourent néanmoins à montrer que *la transpiration d'une série de feuilles de Crassulacée semble être, comme la répartition de l'eau, non en relation avec l'acidité relative de ces diverses feuilles, mais bien avec la quantité de sels qu'elles contiennent.*

IV. — FORMATION ET DESTRUCTION DES ACIDES ORGANIQUES.

J'examinerai successivement, dans ce chapitre, la formation chez les Crassulacées de l'acide malique pendant la nuit, et la destruction de cet acide pendant le jour, soit à l'obscurité, soit à la lumière.

a. **Formation des acides. Influence de l'assimilation du carbone.** — L'assimilation chlorophyllienne diurne de la plante grasse influe-t-elle sur la production nocturne des acides organiques?

Les auteurs sont loin d'être d'accord sur ce point. M. Hugo de Vries (1) considère qu'il y a *indépendance absolue* entre les deux phénomènes; M. Aubert (2), au contraire, prétend qu'il y a là une relation de cause à effet, et que « la formation des acides organiques, chez les Crassulacées, pendant la nuit, dépend de l'assimilation du carbone effectuée par ces plantes, à la lumière des jours précédents ».

J'ai fait sur ce sujet à discussion des recherches assez nombreuses; je vais en relater quelques-unes; elles montreront, une fois de plus, qu'en matière de biologie les phénomènes sont complexes, et ne doivent pas donner lieu à des interprétations par trop exclusives.

1° Une rosette très feuillée de *Sempervivum tectorum* a été placée sous une grande cloche de vingt litres de capacité environ, en même temps qu'un cristallisoir renfermant une solution concentrée de potasse, destinée à absorber l'acide carbonique de l'atmosphère. Avec M. de Vries, j'ai constaté que cette Crassulacée, plongée le jour dans un air *exempt d'acide carbonique*, produit néanmoins de l'acide malique pendant la nuit suivante. Je ferai remarquer toutefois que la quantité d'acide organique, ainsi formée, est légèrement inférieure à celle fabriquée la nuit précédente;

(1) *Loc. cit. Bot. Zeit.*, 1884, p. 337.
(2) *Loc. cit.*, p. 43.

de sorte qu'en prolongeant la durée de l'expérience, on obtient, pour les dosages du matin, une série de nombres présentant *une diminution graduelle du premier au dernier*.

Ce fait est dû à ce que la plante n'assimile pas, pendant le jour, le carbone de l'atmosphère externe. Sans doute, la chrorophylle produit bien ici une assimilation de carbone, en ce sens qu'elle décompose la majeure partie de l'anhydride carbonique provenant de la destruction de l'acide malique à la lumière, mais cette assimilation, qui s'effectue au sein même du tissu de la plante, est distincte de l'assimilation proprement dite, c'est-à-dire de la décomposition de CO^2 atmosphérique. Celle-ci ne se produisant pas, et d'autre part une partie de CO^2 dégagé par la plante étant certainement absorbée par la solution de potasse, on conçoit que la proportion d'acide malique formée la nuit, diminue peu à peu.

Voici le résumé de l'expérience que je viens de décrire :

Dates des analyses.	Acide malique par gramme frais (en milligrammes).	
	5 heures du matin.	5 heures du soir.
23 août 1901.....	6,7	3,4
24 — —	6,5	4,8
26 — —	5,6	4,0
27 — —	5,3	2,1
28 — —	4,1	3,8

Ainsi donc, *une Crassulacée placée pendant le jour à la lumière, dans une atmosphère dépourvue d'anhydride carbonique, forme bien la nuit suivante une certaine quantité d'acide malique, mais en proportion moindre que les nuits précédentes*.

2° Une rosette de *Sempervivum tectorum* a été mise *à l'obscurité* pendant un certain temps, et les acides ont été dosés matin et soir sur des feuilles détachées, aussi comparables que possible.

Avec MM. Hugo de Vries et Aubert, j'ai constaté une *diminution lente et régulière* de la proportion d'acide malique, diminution uniquement attribuable à la respiration

Au bout de quelques jours, la plante n'ayant pas assimilé de carbone depuis la mise en expérience, j'ai enlevé, le soir à neuf heures, la grande cloche recouverte de papier noir qui la maintenait à l'obscurité; le dosage des acides, effectué le lendemain matin à quatre heures, a indiqué encore, sur la veille, une légère désacidification. La cloche noire a été immédiatement replacée, puis enlevée de nouveau le soir; un autre dosage des acides, après la nuit, a montré que la diminution de l'acide malique continuait toujours. *La rosette de Sempervivum n'ayant pas assimilé du carbone depuis quelques jours, n'a pas produit d'acide malique pendant la nuit.*

L'expérience a été continuée ainsi qu'il suit : après le dernier dosage dont je viens de parler, effectué à quatre heures du matin, la cloche noire a été définitivement enlevée; par suite, la plante a été exposée, pendant le jour, à une lumière intense : l'acide malique, qui n'avait diminué jusqu'ici que grâce à la respiration, subit alors dans la journée un abaissement considérable, et cela, parce qu'à l'acte respiratoire s'ajoute le phénomène chlorophyllien déjà indiqué plus haut et sur lequel je m'étendrai plus loin.

Mais durant cette journée, la plante a aussi assimilé un peu de carbone provenant de l'atmosphère ambiante; il se forme, par suite, la nuit suivante, une certaine quantité d'acide malique. Ce n'est cependant qu'au bout de trois ou quatre jours, lorsque la rosette de *Sempervivum* a suffisamment assimilé du carbone extérieur, lorsqu'elle a repris sa vie normale, que la proportion d'acide organique, formé pendant la nuit, est comparable à celle qui s'y trouvait au début de l'expérience.

Ces déterminations ont été faites avec toute la rigueur possible, en ayant soin de comparer les résultats avec ceux fournis par des rosettes de *Sempervivum* de grosseur semblable, abandonnées à leur vie normale; celles-ci n'ont présenté au point de vue de la teneur en acide malique, soit le matin, soit le soir, que des nombres conformes à ceux que j'ai déjà indiqués; je crois inutile de les rappeler.

Les faits que je viens de signaler en détail, sont résumés dans le tableau ci-dessous :

Dates des analyses.	Acide malique par gramme frais (en milligrammes). 4 heures matin.	5 heures soir.	Observations.
9 août 1902....	7,5	7,4	
10 — —	7,5	6,8	
12 — —	6,0	5,5	
14 — —	4,7	4,5	Enlevé la cloche à 9 h. soir.
15 — —	4,4	4,0	Remis la cloche à 4 h. matin. Enlevé — à 9 h. soir.
16 — —	3,7	2,6	Non remis la cloche.
17 — —	4,7	3,0	
19 — —	7,6	3,3	

Ces résultats, complétant ceux obtenus par M. de Vries et par M. Aubert, montrent bien *qu'il y a une relation directe entre l'assimilation du carbone par une Crassulacée, pendant le jour, et la production nocturne de l'acide malique.*

b. **Influence de la température sur la formation des acides.** — M. Hugo de Vries et M. Detmer ont indiqué qu'une température de 40° empêche la production nocturne de l'acide malique chez les Crassulacées,

Cette formation se produit encore à 30°, ainsi que cela ressort du tableau ci-dessous :

Nom de la plante.	Date de l'expérience.	Acide malique par gramme frais (en milligrammes). Mise en expérience.	Expérience à 15°.	Expérience à 30°.
Sempervivum tectorum.	29-30 avril 1902.	2,6	6,4	4,8
		2,6	8,4	5,7
	30 avril-1er mars 1902.	2,9	6,4	4,8
		2,0	7,2	3,0
Echeveria glauca.	9-10 mars 1902.	2,2	7,1	3,8
		2,2	6,5	3,8

Une basse température favorise donc la production nocturne de l'acide malique, chez les Crassulacées.

La suite du travail donnera l'explication de ce phénomène.

c. **Relations entre la formation des acides et la respiration.** — De ce que les Crassulacées ont un contenu cellu-

laire tout à fait spécial, plus ou moins riche suivant les circonstances en acide malique, il ne faut point s'étonner que l'attention des physiologistes ait été portée de bonne heure vers l'étude des échanges gazeux de ces plantes.

Étant donnée la teneur si variable de ces végétaux en acides organiques, le rapport $\frac{CO^2}{O}$, par lequel on a l'habitude de représenter la respiration, ne subit-il pas, lui aussi, des oscillations profondes ? L'intensité respiratoire suit-elle les lois générales constatées chez les végétaux ordinaires? Est-il possible, par l'étude des échanges gazeux, d'expliquer la répartition particulière de l'acidité observée le matin ? Tout autant de questions intéressantes à résoudre, et sur lesquelles je m'étendrai maintenant.

Les recherches de de Saussure, Dehérain, Moissan, Maquenne, Berthelot, Mayer, Detmer, Aubert, Gerber, etc., ont déjà établi que le quotient respiratoire $\frac{CO^2}{O}$ s'écarte quelquefois de l'unité, chez certains végétaux; les plantes grasses, en particulier, auraient, la nuit, un rapport $\frac{CO^2}{O}$ plus petit que 1.

J'ai eu l'occasion de vérifier ce fait un très grand nombre de fois. Je le traduis, en d'autres termes, de la façon suivante : Pendant la nuit, la quantité d'oxygène absorbée par la plante est supérieure à celle qui se trouve dans CO^2 expiré ; une certaine portion est fixée sur les hydrates de carbone assimilés pendant le jour ; il y a corrélativement production d'acide malique, lequel ne représente, en somme, qu'un terme intermédiaire d'oxydation. Plus cette oxydation est complète, plus il se dégage de l'anhydride carbonique par rapport à l'oxygène absorbé, plus le quotient respiratoire $\frac{CO^2}{O}$ se rapproche de l'unité, et plus la proportion d'acide malique produit est faible.

Fait digne d'intérêt, cette manière de voir permet d'ex-

pliquer d'une façon rationnelle la *répartition* des acides organiques libres et demi-combinés, dans les Crassulacées. J'ai déjà dit que la proportion de ces acides déterminée de grand matin, dans des rosettes de *Sempervivum* ou d'*Echeveria*, est faible dans les feuilles centrales et plus forte dans les feuilles adultes.

Or, si on mesure le rapport $\frac{CO^2}{O}$ d'une série de feuilles, détachées en allant du centre de la rosette vers la périphérie, et placées pendant une nuit à l'obscurité, on observe que ce quotient va en décroissant des feuilles les plus jeunes vers les feuilles périphériques. Voisin de l'unité pour les feuilles centrales (où la fixation d'oxygène, et par suite la production de l'acide malique sont faibles), il possède une très petite valeur pour les feuilles adultes (dans lesquelles la fixation d'une forte quantité d'oxygène amène la formation d'une grande proportion d'acide malique).

J'ajouterai que l'intensité respiratoire présente encore une relation intéressante. Mesurée par la quantité de CO^2 expiré ou par la proportion d'O absorbé par gramme de plante et par heure, elle est bien supérieure pour les feuilles centrales que pour les feuilles périphériques.

Le tableau suivant résume tous ces résultats ; les expériences qui y sont insérées ont été effectuées les 5, 6 et 7 juin 1902.

NOM DE LA PLANTE.	ORDRE des feuilles.	TEMPÉRATURE.	DURÉE de l'expérience.	POIDS des feuilles.	CO^2 dégagé par gram. et par h. (en mill.c.).	O absorbé par gram. et par h. (en mill.c.).	$\frac{CO^2}{O}$	ACIDE MALIQUE par gram. frais (en milligr.)	
								la veille.	le lendemain matin
Sempervivum tectorum.	3	18°	13 h.	0,322	82,2	150,5	0,54	3,2	4,0
	5	Id.	Id.	0,592	32,4	61,7	0,52	3,4	5,3
	7	Id.	Id.	0,928	16,5	57,6	0,28	3,3	6,8
	9	Id.	Id.	2,009	7,8	49,2	0,16	3,6	7,9
	11	Id.	Id.	1,670	4,6	58,4	0,08	3,6	8,7
ch everia glauca.	3	18°	13 h.	0,200	347,9	354,1	0.98	2,5	2,6
	5	Id.	Id.	0,461	142,3	183,0	0,77	2,0	3,0
	7	Id.	Id.	1,522	62,4	86,9	0,72	2,0	3,0
	9	Id.	Id.	2,920	44,5	62,7	0,71	1,4	3,0
	11	Id.	Id.	6,475	18,6	45,5	0,40	1,2	2,9

Il y a donc un rapport étroit, une corrélation intime, entre la production nocturne de l'acide malique chez les Crassulacées, et la respiration particulière de ces plantes.

Mais l'étude des échanges gazeux rend également compte de la faible production d'acide malique lorsque l'expérience est effectuée à une température élevée.

Sans entrer ici dans les discussions qui ont eu lieu entre MM. Bonnier et Mangin d'une part, MM. Dehérain et Maquenne d'autre part, au sujet de l'influence de la température sur les valeurs de $\frac{CO^2}{O}$, pour les plantes ordinaires, je dois signaler les variations considérables subies par ce quotient respiratoire, dans les plantes grasses soumises à des températures différentes. *Ce quotient varie dans le même sens que la température.*

M. Aubert (1) signale bien que les valeurs nocturnes de $\frac{CO^2}{O}$, à diverses températures, sont « variables chez toutes les plantes grasses à carnosité un peu accentuée ». Mais il

(1) *Loc. cit.*, p. 38, 2e partie.

faut ajouter, et c'est là une remarque importante, que cette variation de température influe sur la production de l'acide malique, lequel se forme en quantité d'autant moindre que la température est plus élevée, et partant $\frac{CO^2}{O}$ également plus fort.

En outre, ainsi que dans les végétaux ordinaires, l'intensité respiratoire augmente avec la température.

Le tableau suivant a été dressé en relevant les expériences effectuées à des températures différentes, sur des feuilles de Crassulacée tout à fait comparables, du 26 juin au 1er juillet 1902.

NOM DE LA PLANTE.		TEMPÉRATURE.	DURÉE de l'expérience.	CO^2 absorbé par gramme et par heure (en mill. cubes).	O absorbé par gramme et par heure (en mill. cubes).	$\frac{CO^2}{O}$	ACIDE MALIQUE en milligrammes	
							la veille.	le lendemain matin.
Sempervivum tectorum.	I.	17°	15 h.	22,7	169,0	0,13	2,5	5,2
		25°	Id.	41,6	192,7	0,21	2,5	4,8
	II.	18°	12 1/2	24,5	62,1	0,39	2,1	3,4
		34°	Id.	120,7	127,6	0,94	2,1	2,5
Echeveria glauca.	I.	18°	14 h.	20,2	43,4	0,46	1,4	3,6
		25°	Id.	33,2	59,4	0,55	1,4	3,3
	II.	18°	14 h.	22,6	46,2	0,48	1,4	3,0
		25°	Id.	34,3	55,3	0,62	1,4	2,8

Il résulte donc de la comparaison entre la respiration nocturne des Crassulacées et la formation de l'acide malique, les faits suivants :

1° *Le quotient respiratoire* $\frac{CO^2}{O}$ *est, la nuit, plus petit que l'unité (conclusion déjà énoncée par divers auteurs), et cela, même à la température de 30-34°.*

2° $\frac{CO^2}{O}$ *prend des valeurs de plus en plus faibles, à mesure*

que l'on s'adresse à des feuilles qui fabriquent une plus grande quantité d'acide malique: et ce fait permet d'expliquer, très nettement, la répartition de l'acidité dans les diverses feuilles d'une même plante; plus le quotient respiratoire s'écarte au-dessous de l'unité, plus il se forme d'acide organique.

3° *Le rapport* $\frac{CO^2}{O}$ *varie avec la température dans des proportions très larges. Il augmente à mesure que la température devient plus élevée et qu'il se forme, par suite, une moins grande quantité d'acide malique.*

4° *L'intensité respiratoire décroît à mesure que l'on considère des feuilles allant des plus jeunes aux adultes; pour des feuilles comparables, elle augmente avec la température.*

d. **Influence des anesthésiques sur la formation des acides.** — Les curieuses relations qui viennent d'être étudiées entre la formation des acides et la respiration, rendent bien compte du mécanisme chimique qui se produit dans l'acidification nocturne d'une Crassulacée.

Mais ne faut-il voir là qu'un simple phénomème d'oxydation des hydrates de carbone, indépendant de la faculté vitale? Ou bien, comme l'a indiqué Warburg (1), à propos de la désacidification, la formation des acides pendant la nuit n'est-elle pas, elle aussi, intimement liée à la vie cellulaire, au lieu d'être un phénomène purement chimique?

Pour résoudre ce problème, j'ai institué quelques expériences à l'aide des anesthésiques.

Claude Bernard (2) a indiqué que les anesthésiques tels que l'éther, le chloroforme, jouissent de la « faculté de suspendre l'activité du protoplasma de quelque nature qu'elle soit et de quelque manière qu'elle se manifeste ».

De là, continue le savant physiologiste, « un moyen extrêmement précieux de discerner dans les manifestations de l'être vivant, ce qui est *vital* de ce qui ne l'est pas ». Or, toujours d'après le même auteur, la respiration « n'est pas

(1) D'après *Ann. agron.*, t. XII, p. 272.

(2) *Les phénomènes de la vie*, t. I, p. 253.

un phénomène vital, mais de nature purement chimique ».

Par suite, si la formation des acides organiques est un phénomène de synthèse vitale, elle ne doit pas se produire lorsqu'on fait agir sur la plante des vapeurs anesthésiques d'éther ou de chloroforme.

C'est ce qui est confirmé par l'observation : un *Sempervivum* ou un *Echeveria*, dans ces conditions, ne produit pas d'acide malique, pendant la nuit (1).

Nom de la plante.	Date de l'expérience.	Acide malique par gramme frais (en milligrammes). Mise en expérience.	Air + chloroforme.	Air + éther.	Air sous cloche.
Sempervivum tectorum.	4-5 mai 1902....	4,2	4,0	»	9,2
	5-6 —	4,3	4,4	»	8,7
	15-16 —	6,4	»	6,3	9,9
	6-7 octobre	2,1	»	2,2	3,5
	— — .	2,1	»	2,1	3,5
Echeveria glauca.	15-16 mai.....	4,6	»	4,3	5,6

L'anesthésique n'a point supprimé ici l'acte respiratoire, bien que cela arrive quelquefois chez certaines plantes, ainsi que l'a constaté M. Lauren (2).

L'étude des échanges gazeux, en effet, montre constamment une proportion d'acide carbonique émis à peu près analogue à celle que l'on constate en opérant dans l'air ordinaire, non chargé de vapeurs anesthésiques, et une quantité d'oxygène absorbé sensiblement équivalente (3).

(1) Il est préférable, dans ces expériences, d'employer l'éther au lieu du chloroforme. Ce dernier a une action beaucoup plus violente, qui altère rapidement les tissus ; la feuille présente le lendemain des taches noirâtres plus ou moins étendues, ce qui n'a pas lieu avec une dose modérée d'éther.

(2) Lauren, *Akad. Dissertation.* Helsingfors, 1891.

(3) J'ajouterai, comme détail opératoire, que l'analyse d'un mélange d'air et de vapeurs d'éther, par la méthode de MM. Bonnier et Mangin, est à peu près impossible à effectuer, par suite des oscillations constantes des volumes gazeux, sous l'influence des moindres variations de température ou de pression ; j'ai donc eu soin d'éliminer préalablement les valeurs anesthésiques, par agitation du gaz avec de l'acide sulfurique pur; après cette opération, l'analyse a pu être faite sans difficulté.

MASSON ET Cie, ÉDITEURS
LIBRAIRES DE L'ACADÉMIE DE MÉDECINE — 120, BOULEVARD SAINT-GERMAIN, PARIS (VIe)

Vient de paraître

LA PÉPINIÈRE

FRUITIÈRE, FORESTIÈRE ARBUSTIVE, VIGNERONNE ET COLONIALE

PAR

CHARLES BALTET

Horticulteur à Troyes.

1 volume petit in-8 de 840 pages, avec 288 figures dans le texte..... 8 fr.

Vient de paraître

GÉOGRAPHIE AGRICOLE DE LA FRANCE ET DU MONDE

PAR

J. DU PLESSIS DE GRENÉDAN

Professeur à l'École supérieure d'agriculture d'Angers

AVEC LETTRE PRÉFACE

de M. le Mis DE VOGÜE

De l'Académie française
Président de la Société des Agriculteurs de France

1 volume petit in-8, avec 118 figures et cartes dans le texte..... 7 fr.

EXPÉDITIONS SCIENTIFIQUES

DU

"TRAVAILLEUR" & DU "TALISMAN"

PENDANT LES ANNÉES 1880-1881-1882-1883

Ouvrage publié sous la direction de **M. A. MILNE-EDWARDS** (de 1888 à 1900)

Et continué sous la direction de **M. EDMOND PERRIER**

de l'Institut, Membre de la Commission des dragages sous-marins,
Directeur du Muséum d'Histoire Naturelle.

Vient de paraître

CIRRHIPÈDES
Par M. GRUVEL
Maitre de conférences à la Faculté des Sciences de l'Université de Bordeaux

NÉMERTIENS
Par L. JOUBIN
Professeur à la Faculté des Sciences de l'Université de Rennes

OPISTOBRANCHES
Par A. VAYSSIÈRE
Professeur à la Faculté des Sciences
Conservateur du Musée d'Histoire naturelle (Zoologie) de Marseille

HOLOTHURIES
Par Rémy PERRIER
Chargé de Cours à la Faculté des Sciences de l'Université de Paris

1 volume in-4 avec 22 planches hors texte..... 50 fr.

TABLE DES MATIÈRES

CONTENUES DANS CE CAHIER

Recherches sur l'acidité végétale, par M. A. Astruc..... 1

5974-99 — Corbeil. Imprimerie Ed. Crété.

ANNALES

DES

SCIENCES NATURELLES

HUITIÈME SÉRIE

BOTANIQUE

COMPRENANT

L'ANATOMIE, LA PHYSIOLOGIE ET LA CLASSIFICATION DES VÉGÉTAUX VIVANTS ET FOSSILES

PUBLIÉE SOUS LA DIRECTION DE

M. PH. VAN TIEGHEM

TOME XVII. — Nos 2, 3, et 4.

PARIS

MASSON ET Cie, ÉDITEURS

LIBRAIRES DE L'ACADÉMIE DE MÉDECINE

120, Boulevard Saint-Germain

1903

PARIS, 30 FR. — DÉPARTEMENTS ET ÉTRANGER, 32 FR.

Ce cahier a été publié en Avril 1903.

Conditions de la publication des Annales des sciences naturelles

HUITIÈME SÉRIE

BOTANIQUE

Publiée sous la direction de M. Ph. Van Tieghem.

L'abonnement est fait pour 2 volumes, chacun d'environ 400 pages, avec les planches et les figures dans le texte correspondant aux mémoires.

Ces volumes paraissent en plusieurs fascicules dans l'intervalle d'une année.

Les tomes I à XVI sont complets.

ZOOLOGIE

Publiée sous la direction de M. Edmond Perrier.

L'abonnement est fait pour 2 volumes, chacun d'environ 400 pages, avec les planches correspondant aux mémoires.

Ces volumes paraissent en plusieurs fascicules dans l'intervalle d'une année.

Les tomes I à XVI sont complets.

Prix de l'abonnement à 2 volumes :

Paris : 30 francs. — Départements et Union postale : 32 francs.

ANNALES DES SCIENCES GÉOLOGIQUES

Dirigées, pour la partie géologique, par M. Hébert, et pour la partie paléontologique, par M. A. Milne-Edwards.

Tomes I à XXII (1879 à 1891). Chaque volume ..... 15 fr.

Cette publication est désormais confondue avec celle des *Annales des Sciences naturelles*.

Prix des collections.

Première série (Zoologie et Botanique réunies), 30 vol.		(*Rare*
Deuxième série (1834-1843).	Chaque partie 20 vol.	250 fr.
Troisième série (1844-1853).	Chaque partie 20 vol.	250 fr.
Quatrième série (1854-1863).	Chaque partie 20 vol.	250 fr.
Cinquième série (1864-1874).	Chaque partie 20 vol.	250 fr.
Sixième série (1875 à 1884).	Chaque partie 20 vol.	250 fr.
Septième série (1885 à 1894).	Chaque partie 20 vol.	300 fr.
Géologie, 22 volumes.		330 fr.

Sempervivum tectorum.

		MISE en expérience.	LENDEMAIN MATIN DANS :		
			Air + éther.	Air + chloroforme.	Air (sous cloche)
I.	Acide malique (en milligr.).	1,9	2,0	1,9	3,7
	CO^2 dégagé p. 100.....	»	0,21	0,20	0,20
	O absorbé.....	»	0,26	0,20	0,42
II.	Acide malique (en milligr.).	3,1	3,2	3,2	4,1
	CO^2 dégagé p. 100.....	»	0,20	»	0,21
	O absorbé p. 100.....	»	0,17	»	0,31
III.	Acide malique (en milligr.).	2,6	3,0	»	4,7
	CO^2 dégagé p. 100.....	»	0,57	»	0,42
	O absorbé p. 100.....	»	0,59	»	0,57

Il faut donc conclure de ces expériences qu'en *anesthésiant le protoplasma, au moyen de vapeurs d'éther ou de chloroforme, on annule, chez les Crassulacées, la production nocturne d'acide malique; celle-ci est intimement liée à l'activité protoplasmique.*

Il est certainement difficile de donner actuellement l'interprétation de ce fait expérimental. Je le signale cependant, en émettant l'idée que la fixation d'oxygène, et par suite la production d'acide malique, sont peut-être sous la dépendance d'actions diastasiques particulières, annihilées par les vapeurs d'éther ou de chloroforme?

Je me propose, d'ailleurs, de revenir plus tard, sur ce sujet.

e. **Destruction des acides organiques pendant le jour à l'obscurité. Échanges gazeux.** — Une Crassulacée, placée le jour à l'obscurité, perd peu à peu une certaine proportion de l'acide malique fabriqué pendant la nuit. Cette perte est variable suivant la température à laquelle est effectuée l'expérience. *Une température élevée favorise la désacidification diurne à l'obscurité.*

Ainsi, des feuilles de Crassulacée, aussi identiques que

possible, placées les unes à la température de 30°, les autres à 15°, présentent, au bout de sept à huit heures d'exposition à l'obscurité, une différence notable dans l'acidité.

NOM DE LA PLANTE.	ACIDE MALIQUE PAR GRAMME FRAIS (en milligrammes).		
	MISE en expérience.	T. A 15°.	T. A 30°.
Sempervivum tectorum.....	11,2	11,0	10,1
	11,0	8,3	8,1
	11,0	8,1	7,3
Echeveria glauca.....	7,5	7,2	5,5
	7,7	6,0	4,5

Qu'observe-t-on comme échange gazeux? Ici, les auteurs sont loin d'être d'accord. Tandis que M. Aubert n'admet pas, dans ces conditions, de quotient respiratoire supérieur à l'unité, MM. Warburg, Purjewicz, Mangin, Gerber, au contraire, indiquent que le rapport $\frac{CO^2}{O}$ peut être au-dessus de 1; conformément aux travaux déjà anciens de MM. Dehérain, Moissan (1) et Maquenne (2), le volume d'oxygène absorbé serait, dans quelques cas, beaucoup plus petit que le volume d'acide carbonique émis.

Ces divergences d'opinion m'ont amené à instituer un certain nombre d'expériences sur les *Echeveria* et les *Sempervivum*; j'ai constaté que ces Crassulacées, placées le matin à l'obscurité, possèdent pendant le jour, à une température convenable, contrairement à la thèse soutenue par M. Aubert, un quotient $\frac{CO^2}{O}$ supérieur à l'unité.

La cause de cette constatation réside dans le fait que, parallèlement aux expériences de M. Mangin (3) sur les

(1) *Ann. des sciences naturelles, Bot.* (5), t. XIX, p. 321, 1874.
(2) *Ann. agr.*, t. XII, p. 145.
(3) *C. R.*, t. CIX, p. 716.

feuilles injectées d'acides organiques, à l'acide carbonique produit par la respiration normale, s'ajoute une certaine quantité de CO^2 provenant de la combustion de l'acide malique. Plus la teneur des feuilles en acide malique est grande au début de l'expérience, plus CO^2 produit est considérable, et partant, plus le quotient respiratoire s'écarte de l'unité.

Ces données ont été vérifiées en soumettant à l'obscurité des feuilles de Crassulacées, détachées le matin, et différemment riches en acide malique : le rapport $\frac{CO^2}{O}$, assez voisin de l'unité pour les feuilles centrales, s'élève de plus en plus, à mesure qu'on a mis en œuvre des feuilles plus chargées en acide organique.

Mais il y a plus : $\frac{CO^2}{O}$ change encore avec la température et ainsi s'explique la désacidification variable à des degrés thermométriques différents; il s'écarte d'autant plus de l'unité que la température est plus élevée. Cette proposition a son importance. En effet, les Crassulacées et les Mésembryanthémées peu charnues posséderaient, d'après M. Aubert (1), des valeurs de $\frac{CO^2}{O}$ indépendantes de la température et toujours inférieures à l'unité. Mais déjà les travaux de M. Gerber, sur les fruits acides, nous mettent en garde contre cette opposition formelle avec tant de recherches antérieures. Je viens de prouver que ce rapport était le plus souvent supérieur à 1 ; des expériences nombreuses m'ont également démontré qu'il variait avec la température et même, le plus souvent, dans de grandes proportions : plus la température est élevée, plus le quotient respiratoire est grand, et plus la décomposition de l'acide malique est manifeste.

Tout cela ressort d'expériences faites à la fin de juin et au

(1) *Loc. cit.*, 2e partie, p. 37.

début de juillet 1902 ; elles sont relatées dans le tableau suivant :

NOM de la plante.		TEMPÉRATURE.	DURÉE de l'expérience.	POIDS des feuilles.	$\frac{CO^2}{O}$	ACIDE MALIQUE (en milligr.). Matin.	Soir.
		degrés	heures	grammes			
Sempervivum tectorum (1).	I.	27	9	0,978	1,08	5,4	4,4
		27	9	1,535	1,16	6,2	4,3
		27	9	1,580	1,19	5,8	3,8
	II.	27	9	1,698	1,02	5,1	4,5
		37	9	1,780	1,23	5,1	3,6
	III.	27	9	1,615	1,07	6,4	5,6
		37	9	1,740	1,37	6,4	5,3
	IV.	27	9	2,328	1,06	6,3	5,2
		37	9	2,435	2,39	6,3	3,7
Echeveria glauca.		18	8,5	1,438	0,98	7,0	6,9
		18	8,5	1,757	1,45	7,5	5,7

(1) Un certain nombre de feuilles soumises pendant le jour à l'obscurité à 37° ont été placées, la nuit, à la température du laboratoire, c'est-à-dire à 26° ; leur titre acidimétrique s'est élevé de 3,6 (au moment de la sortie de l'étuve à 37°) à 4,8 (le lendemain) ; le quotient respiratoire $\frac{CO^2}{O}$ a été, pendant ce temps, 0,89. Ces résultats montrent qu'à la température de 37° les feuilles de *Sempervivum* n'avaient pas été altérées.

Cette étude sur la respiration à l'obscurité, pendant le jour, de feuilles de Crassulacées riches en acide malique, nous permet de conclure que :

1° *Le quotient respiratoire est supérieur à l'unité, à une température convenable.*

2 *Le rapport* $\frac{CO^2}{O}$ *prend des valeurs de plus en plus grandes à mesure que l'on examine des feuilles perdant une plus forte proportion d'acide malique.*

3° *A mesure que la température s'élève,* $\frac{CO^2}{O}$ *augmente et la désacidification est plus intense.*

f. **Destruction des acides organiques à la lumière. Échanges gazeux.** — L'influence de la respiration sur la désacidification n'est pas suffisante pour expliquer la perte en acide malique libre subie par une Crassulacée *exposée à la lumière*. En effet, des feuilles tout à fait comparables, placées à 15° et à 30°, les unes à l'obscurité, les autres à la lumière diffuse assez intense, présentent au bout du même temps une différence d'acidité, au bénéfice des feuilles soumises à l'obscurité.

NOM DE LA PLANTE.	ACIDE MALIQUE PAR GRAMME FRAIS (en milligrammes).			
	Obscurité 15°.	Lumière 15°.	Obscurité 30°.	Lumière 30°.
Sempervivum tectorum.....	11,1	8,9	8,4	7,2
	»	»	8,8	8,5
Echeveria glauca.....	7,2	4,5	4,5	4,0
	6,0	4,2	5,0	4.0

L'action chlorophyllienne paraît donc intervenir dans la forte diminution des acides organiques, à la lumière.

Mais il importe d'examiner très attentivement ce qui se passe comme échange gazeux.

MM. Mayer, Aubert, Gerber ont signalé le fait curieux que l'atmosphère externe des plantes grasses exposées à la lumière s'enrichit, suivant les circonstances, tantôt en oxygène et en gaz carbonique, tantôt en oxygène seulement. Or, il faut rappeler que la comparaison de l'analyse du gaz final à celle du gaz initial n'exprime que la résultante de deux phénomènes concomitants : respiration et assimilation. Suivant la prédominance de l'un ou de l'autre, on observe, dans les Crassulacées, soit un dégagement d'anhydride carbonique et une absorption d'oxygène, soit un dégagement de CO^2 et d'O, soit enfin un simple dégagement d'oxygène.

Toutes ces données, pour une même température, sont régies par l'intensité de l'éclairement.

De sorte que, lorsque des feuilles de *Sempervivum tectorum* sont maintenues à la température de 20° à 25° :

1° Si la lumière diffuse est très faible, la respiration est très intense alors que l'assimilation se fait peu ; la résultante indique un dégagement d'anhydride carbonique et une absorption d'oxygène ;

2° Si la lumière diffuse devient un peu plus intense, l'assimilation se fait mieux ; l'action chlorophyllienne décompose une plus grande partie des acides organiques, si bien que dans l'air final, au dégagement de CO^2 dû à la respiration, s'ajoute un dégagement d'oxygène provenant de cette action chlorophyllienne ;

3° Enfin, si l'éclairement devient vif, l'anhydride carbonique, provenant de la respiration normale et de la destruction de l'acide malique, est décomposé en totalité ; l'assimilation chlorophyllienne produit cette décomposition au sein même des tissus de la plante, et on constate seulement dans l'atmosphère ambiante un dégagement d'oxygène.

	TEMPÉRATURE.	CO^2 dégagé p. 100.	OXYGÈNE absorbé p. 100.	OXYGÈNE dégagé p. 100.
Lumière diffuse faible	23°	0,42	0,09	»
Lumière diffuse plus intense..	25°	0,21	»	0,24
	25°	0,21	»	0,13
	25°	0,20	»	0,19
Lumière diffuse très intense, et lumière directe pendant quelque temps	26°	»	»	0,49
	26°	»	»	0,50
	26°	»	»	0,60

En résumé, le fait général à retenir de toutes ces considérations est le suivant :

Pour une même température, les échanges gazeux sont variables et dépendent de l'intensité de l'éclairement.

Il me reste à envisager les échanges gazeux d'une série

de feuilles de Crassulacée, *différemment riches en acide malique*, et placées à une lumière intense dans une atmosphère confinée d'air ordinaire.

J'ai effectué quelques expériences dans ce sens; des feuilles de *Sempervivum tectorum*, détachées en suivant une ligne du centre à la périphérie de la rosette, ont été placées dans les conditions indiquées; l'analyse des gaz a été faite après quelques heures, et la respiration mesurée sur des feuilles semblables, maintenues pendant le même temps à l'obscurité.

En tenant compte (ce qui n'est naturellement qu'approché, ainsi que l'ont fait remarquer MM. Bonnier et Mangin) que la respiration à la lumière est la même qu'à l'obscurité, il est facile de calculer le rapport $\frac{O}{C}$ indiqué comme expression de l'assimilation chlorophyllienne. On trouve ainsi, pour ce rapport, des nombres qui vont en augmentant, à mesure que l'on s'adresse à des feuilles perdant une plus forte quantité d'acide malique.

Ainsi :

NUMÉRO d'ordre des feuilles.		CO^2 dégagé p. 100 à l'obscurité.	O absorbé p. 100 à l'obscurité.	O dégagé p. 100 à la lumière.	$\frac{O}{C}$	ACIDE MALIQUE par gramme frais (en milligr.)		
						Mise en expérience.	Obscurité.	Lumière.
I.	3	0,30	0,24	0,15	1.30	4,7	4,1	3,8
	5	0,64	0,53	0,34	1,36	6,7	5,7	3,4
	7	0,32	0,27	0,35	1,93	5,9	5,2	2,6
II.	2	0,2	0,15	0,15	1,50	3,3	3,2	3,0
	4	0.3	0,23	0,36	1,90	4,7	3,8	3,4
	6	0,4	0,30	0,46	1,85	5,9	3,7	3,0
	8	0,4	0,30	0,49	1,92	5,9	4,4	2,5

Donc, chez les Crassulacées :

L'assimilation chlorophyllienne, représentée par le rapport $\frac{O}{C}$, *croît en allant des feuilles jeunes aux feuilles adultes.*

Cette conclusion a son importance, en ce qu'elle contribue largement à me permettre d'expliquer pourquoi la répartition de l'acide malique dans les diverses feuilles d'une Crassulacée est, ainsi que je l'ai indiqué précédemment, de sens diamétralement opposé le soir au matin.

En effet, de ce qui précède, la destruction de l'acide malique *pendant le jour, à la lumière*, paraît tenir à deux causes essentielles :

1° A ce que le quotient respiratoire diurne $\frac{CO^2}{O}$ croît des feuilles centrales aux feuilles périphériques, dès lors la décomposition de l'acide malique est plus grande chez celles-ci que chez celles-là ;

2° A ce que les feuilles centrales, plus ou moins imbriquées les unes sur les autres et moins exposées à la lumière que les feuilles environnantes, ont, par suite, une activité chlorophyllienne moins considérable ; d'ailleurs, même lorsque toutes les feuilles sont également éclairées, l'action chlorophyllienne est beaucoup plus forte chez les feuilles adultes, précisément chez les feuilles qui perdent le plus d'acide malique.

Ces deux ordres d'idées permettent donc de concevoir la désacidification variable des feuilles d'une Crassulacée à la lumière (faible dans les régions centrales, et forte dans les régions périphériques).

Ce n'est pas tout. Nous avons vu précédemment l'assimilation chlorophyllienne influer sur la formation des acides, et le rapport nocturne $\frac{CO^2}{O}$ diminuer, à mesure que l'acide malique est produit en plus grande quantité ; or ces mêmes feuilles adultes, qui ont le mieux assimilé pendant le jour, sont également celles qui possèdent le plus petit rapport $\frac{CO^2}{O}$ pendant la nuit et qui fabriquent le plus d'acide malique.

Ainsi s'explique donc rationnellement la répartition dif-

férente et opposée de l'acidité constatée le matin et le soir, dans une série de feuilles d'une Crassulacée.

La conclusion générale à tirer de cette étude est que, *chez les Crassulacées, la désacidification à la lumière est soumise à l'influence de deux fonctions générales de la plante : la fonction respiratoire et la fonction chlorophyllienne. Celle-ci s'exerce surtout en assimilant le carbone de* CO^2 *provenant de la destruction de l'acide malique*. Mais il importait cependant de confirmer ce résultat, et, dans ce but, j'ai examiné l'action des anesthésiques sur la disparition partielle de l'acidité chez les Crassulacées.

g. **Influence des anesthésiques sur la destruction des acides.** — Depuis Claude Bernard, nous savons qu'une plante exposée à la lumière, sous une cloche, dans un air moyennement riche en CO^2 (5 à 15 p. 100 environ), n'assimile pas du carbone, si on a soin de placer à côté d'elle une éponge humide, imprégnée d'éther ou de chloroforme : le végétal respire, mais la chlorophylle est anesthésiée et ne décompose plus l'acide carbonique ; c'est là une réaction qui a été maintes fois utilisée par MM. Bonnier et Mangin pour la séparation des deux phénomènes respiratoire et assimilateur. J'ai pensé, *a priori*, que si l'énergie chlorophyllienne intervient d'une façon quelconque dans la décomposition de l'acide malique, la suppression de cette énergie, par les vapeurs anesthésiques, doit amener une perturbation considérable dans la diminution de l'acidité.

L'expérience a pleinement confirmé ces prévisions. Des feuilles très comparables de Crassulacée ont été analysées les unes le matin, avant d'être mises en expérience, les autres le soir, après avoir reçu une lumière assez intense, plongées soit dans l'air seul, soit dans l'air mélangé de vapeurs anesthésiques.

Voici les résultats fournis par ces observations :

NOM de la plante.	DATE de l'expérience.	ACIDE MALIQUE par gramme frais (en milligrammes.) Mise en expérience.	Air + éther.	Air + chloroforme.	Air sous cloche.
Sempervivum tectorum.	6 mai 1902.....	9,5	»	8,7	4,1
	13 —	9,3	»	8,4	3,3
	1er septembre ...	9,3	8,7	»	4,9
	3 —	7,2	»	6,8	4,9
		4,7	4,7	»	3,7
Echeveria glauca.	13 mai 1902.....	8,0	7,9	»	6,4

Il suit de là qu'*en supprimant l'énergie chlorophyllienne, les vapeurs d'éther ou de chloroforme gênent considérablement la désacidification pendant le jour, à la lumière*; ainsi il me paraît définitivement établi que *la perte partielle de l'acide malique, chez les Crassulacées, exposées à la lumière, est due non seulement à la respiration, mais encore à l'action chlorophyllienne.*

V. — INFLUENCE DU SECTIONNEMENT SUR L'ACIDITÉ.

M. Stich (1) a étudié avec soin l'influence des blessures sur la respiration des plantes ordinaires. Il a remarqué qu'un organe, coupé en tranches transversales ou longitudinales, respire plus activement qu'un organe analogue conservé intact, et que le rapport $\frac{CO^2}{O}$ est très sensiblement affaibli.

D'autre part, M. Richard (2), tout en constatant cette

(1) Stich, *Die Athmung der Pflanzen bei verminderter Sauerstoffspannung und bei Verletzungen* (Flora, janvier 1891).

(2) Richard, *Ueber die Steigerung der Athmung und der Wärmeproduction nach Verletzung lebensthätiger Pflanzen* (*Berichte der mathem.-phys. Klasse der König. Sachs. Gesellschaft der Wissenschaften zu Leipzig. Sitzung vom.* 27 Juli 1896.

augmentation de l'intensité respiratoire, n'a pas admis de changement dans le quotient $\frac{CO^2}{O}$.

De son côté, M. Gerber (1) a démontré que la section d'une pomme contenant des acides provoque, au début, une « augmentation considérable de l'intensité des échanges gazeux et du quotient respiratoire ». Les fruits acides, sous l'influence du sectionnement, se comporteraient donc autrement que les plantes ordinaires, au point de vue des variations du rapport $\frac{CO^2}{O}$.

J'ai pensé, *a priori*, que le sectionnement devait également produire, dans les plantes grasses, des variations dans les échanges gazeux, se traduisant par des changements dans l'intensité respiratoire, dans le rapport $\frac{CO^2}{O}$, et se répercutant sur la teneur en acide malique. Ces recherches avaient d'ailleurs leur importance, on verra bientôt pourquoi.

L'observation a confirmé mes prévisions; les nombres obtenus comparativement, avec des feuilles entières et des feuilles sectionnées, ont continuellement été différents.

Examinons de plus près cette influence de la section sur des feuilles de Crassulacées, soit la nuit, soit le jour, à l'obscurité, soit enfin le jour, à la lumière.

a. **Influence du sectionnement sur l'acidification. Échanges gazeux.** — Des feuilles de *Sempervivum* ou d'*Echeveria*, coupées en tranches longitudinales ou transversales, ont une intensité respiratoire plus forte que des feuilles entières; de plus, comme pour les pommes acides, le quotient respiratoire $\frac{CO^2}{O}$ est considérablement augmenté. Ce n'est pas tout; j'ai déjà signalé que dans les diverses

1) *Loc. cit.*, p. 73.

feuilles d'un pied de Crassulacée, le rapport $\frac{CO^2}{O}$ est d'autant plus petit qu'il se forme une plus grande quantité d'acide malique; l'accroissement de ce rapport, sous l'action des blessures, amène naturellement, par suite d'une plus faible fixation d'oxygène, une formation moindre d'acide organique pendant la nuit.

Le tableau suivant rend compte de ces observations; les expériences ont été faites en juin 1902, avec des feuilles entières et sectionnées, de grosseur et de grandeur tout à fait comparables deux à deux :

		TEMPÉRATURE.	DURÉE de l'expérience.	CO^2 dégagé par gram. et par h. (en mill.c.).	O absorbé par gram. et par h. (en mill.c.).	$\frac{CO^2}{O}$	ACIDE MALIQUE par gramme frais (en milligr.).	
							Mise en expérience.	Lendemain matin.
	1° Sempervivum tectorum.							
I.	Feuille entière.....	15°	12 h.	12,1	18,3	0,65	6,2	8,1
	— sectionnée....	Id.	Id.	22,0	28,4	0,77	6,2	7,7
II.	Feuille entière.....	15°	15 h.	14,9	64,2	0,23	3,2	4,8
	— sectionnée....	Id.	Id.	45,2	74,9	0,60	3,2	4,4
III.	Feuille entière.....	15°	14 h.	24,4	46,0	0,53	5,7	7,9
	— sectionnée....	Id.	Id.	44,4	55,8	0,72	5,7	6,1
IV.	Feuille entière.....	15°	14 h.	3,5	26,0	0,13	5,7	9,5
	— sectionnée....	Id.	Id.	7,3	38,3	0,19	5,7	8,8
	2° Echeveria glauca.							
I.	Feuille entière.....	16°	14 h.	72,8	109,8	0,66	2,5	4,4
	— sectionnée....	Id.	Id.	93,0	120,2	0,77	2,5	3,9
II.	Feuille entière.....	16°	14 h.	27,2	58,1	0,46	2,4	4,7
	— sectionnée....	Id.	Id.	30,5	59,6	0,51	2,4	4,1

Ces faits présentent un intérêt tout spécial, en ce qu'ils me permettent d'expliquer un point de détail observé maintes fois dans mes recherches. Les expériences sur la formation des acides ont été effectuées en opérant sur des feuilles détachées le soir, d'un pied de *Sempervivum*

ou d'*Echeveria*. Or, j'ai remarqué que ces feuilles *détachées*, mises à l'obscurité, sous cloches ou à l'air libre, pendant une nuit, forment une quantité d'acide malique inférieure à celle produite par des feuilles semblables restées sur la plante mère (celle-ci se trouvant, bien entendu, dans les mêmes conditions de température) :

Nom de la plante.	Date.	Acide malique par gramme frais. Mise en expérience. milligr.	Air (sous cloche). milligr.	Plante-mère. milligr.
Sempervivum tectorum.	27-28 mars 1902.....	3,1	4,3	5,3
	29-30 —	2,1	6,1	6,8
	18-19 avril.....	1,3	4,3	5,5
	30 avril-1er mai.....	4,5	6,0	7,6
	1er-2 mai.....	3,7	4,8	6,4
Echeveria glauca.	19-20 mars 1902.....	2,1	4,3	4,9
	22-23 —	2,5	6,0	8,5

Ces constatations qui, au premier abord, m'avaient surpris, trouvent précisément leur explication dans l'influence du sectionnement. Les feuilles de *Sempervivum tectorum* et d'*Echeveria glauca* sont insérées par une large surface sur une tige courte ; on produit dès lors, lorsqu'on les détache, une blessure très étendue ; en vertu de ce qui vient d'être dit, la respiration change aussitôt ; elle devient plus intense ; le rapport $\frac{CO^2}{O}$ augmente, et par suite l'acide malique est produit en plus petite quantité.

J'ai vérifié cette interprétation en comparant entre elles des expériences effectuées avec des rosettes entières de *Sempervivum*, et des rosettes semblables dont j'avais préalablement séparé avec précaution les diverses feuilles, de la tige ; dans ce dernier cas, j'ai observé l'intensité respiratoire et le rapport $\frac{CO^2}{O}$ supérieurs à ceux du premier, et, corrélativement, une formation moindre d'acide organique.

La section d'une Crassulacée provoque donc, pendant la nuit :

1° *L'augmentation de l'intensité respiratoire;*

2° *L'augmentation du rapport* $\frac{CO^2}{O}$ *qui tend ainsi à se rapprocher de l'unité ;*

3° *La formation moindre d'acide malique.*

b. **Influence du sectionnement sur la désacidification à l'obscurité. Échanges gazeux.** — On a déjà vu qu'une feuille de Crassulacée placée le matin à l'obscurité, perd une petite quantité d'acide malique pendant une journée, et possède pendant ce temps, à une température convenable, un quotient respiratoire $\frac{CO^2}{O}$ plus grand que 1.

Les blessures faites à cette feuille amènent une accentuation dans ces phénomènes. C'est ce que le tableau suivant met en relief, par le relevé des expériences faites en septembre 1902, avec des feuilles de *Sempervivum tectorum*.

		TEMPÉRATURE.	DURÉE de l'expérience.	CO^2 dégagé par gram. et par h. (en mill.c.).	O absorbé par gram. et par h. (en mill.c.).	$\frac{CO^2}{O}$	ACIDE MALIQUE (en milligrammes). Mise en expérience.	Après.
I.	Feuille entière.....	22°	7 h.	25,4	20,5	1,23	4,9	4,8
	— sectionnée....	Id.	Id.	100,4	76,3	1,31	Id.	4,3
II.	Feuille entière.....	24°	8 h.	63,0	54,0	1,17	5,3	5,3
	— sectionnée....	Id.	Id.	182,6	75,5	2,41	Id.	5,0
III.	Feuille entière.....	22°	8 h.	111,4	73,7	1,51	5,3	5,2
	— sectionnée....	Id.	Id.	190,5	96,1	1,98	Id.	4,6

Il résulte de ces chiffres que le sectionnement d'une Crassulacée, placée le jour dans l'air et à l'obscurité, produit :

1° *L'accroissement considérable de l'intensité respiratoire.*

2° *L'augmentation du rapport* $\frac{CO^2}{O}$ *qui s'écarte de plus en plus de l'unité.*

3° *La diminution plus manifeste de l'acide malique.*

c. **Influence du sectionnement sur la désacidification à la lumière. Échanges gazeux.** — Que se passe-t-il lorsque les feuilles sectionnées sont placées le jour à la lumière ? Ici les phénomènes sont un peu plus difficiles à interpréter.

Une feuille de *Sempervivum* détachée le matin de sa rosette, et placée dans l'air, sous cloche, perd dans la journée une certaine quantité d'acide malique, en dégageant de l'oxygène et quelquefois un peu d'anhydride carbonique. Je me suis assez longuement étendu ailleurs sur cette question.

Les faits sont bien du même ordre lorsque la feuille est sectionnée ; mais ici, la respiration acquiert une intensité plus grande, et dès lors, l'atmosphère finale renferme une quantité très appréciable d'acide carbonique, quantité beaucoup plus forte que lorsque la feuille est entière ; ce gaz final est en outre moins riche en oxygène, dans le cas de la feuille sectionnée.

Quelle est la cause de ces échanges gazeux spéciaux ? On peut admettre que dans les deux expériences, l'assimilation chlorophyllienne se produit à peu près de la même façon, alors qu'il n'en est pas de même pour la respiration. C'est la prédominance de celle-ci sur celle-là, dans les feuilles blessées, qui permet de constater un dégagement très sensible de CO^2, et une proportion centésimale d'O légèrement inférieure à celle qui se trouve dans l'air entourant les feuilles intactes.

Enfin, l'acide malique diminue dans les deux cas, mais plus nettement dans les feuilles sectionnées.

Voici les résultats obtenus en septembre 1902 avec le *Sempervivum tectorum :*

		TEMPÉRATURE.	DURÉE de l'expérience.	OXYGÈNE p. 100.		CO^2 p. 100.		ACIDE MALIQUE.	
				Avant.	Après.	Avant.	Après.	Avant.	Après.
		Degrés.	Heures.					milligr.	milligr.
I.	Feuille entière.	24	7 1/2	20,77	20,74	0,00	0,20	5,3	4,4
	— sectionnée.	24	7 1/2	20,77	20,69	»	0,31	5,3	3,5
II.	Feuille entière.	24	7 1/2	20,77	20,82	»	0,20	5,3	4,4
	— sectionnée.	24	7 1/2	20,77	20,54	»	0,42	5,3	3,6
III.	Feuille entière.	26	6	20,79	20,95	»	0,20	4,1	2,4
	— sectionnée.	26	6	20,79	20,82	»	0,31	4,1	2,3
IV.	Feuille entière.	26	7	20,79	21,11	»	0,10	4,1	2,2
	— sectionnée.	26	7	20,79	20,70	»	0,31	4,1	2,1
V.	Feuille entière.	25	7	20,74	20,79	»	»	4,0	3,4
	— sectionnée.	25	7	20,74	20,73	»	0,10	4,0	3,3
VI.	Feuille entière.	25	8	20,74	20,93	»	»	4,0	3,4
	— sectionnée.	25	8	20,74	20,87	»	0,10	4,0	3,2
VII.	Feuille entière.	24	7	20,79	20,98	»	»	5,1	3,8
	— sectionnée.	24	7	20,79	20,67	»	0,41	5,1	3,6
VIII.	Feuille entière.	24	7	20,79	21,18	»	»	5,1	»
	— sectionnée.	24	7	20,79	20,78	»	0,31	5,1	»

A la lumière, le sectionnement d'une feuille de Crassulacée permet donc de constater, par comparaison avec une feuille non sectionnée :

1° *Un dégagement plus sensible d'acide carbonique ;*

2° *Une proportion moins forte d'oxygène dans le gaz ambiant final ;*

3° *Une légère accentuation dans la disparition partielle de l'acide malique.*

VI. — INFLUENCE DU MILIEU GAZEUX EXTÉRIEUR SUR L'ACIDITÉ.

Après avoir passé en revue et interprété, dans les chapitres précédents, un certain nombre de faits relatifs à la répartition, à la production et à la destruction des acides

organiques, chez les Crassulacées, dans des conditions atmosphériques que l'on peut considérer comme normales, j'ai pensé qu'il pouvait être de quelque intérêt d'étudier, sur cette acidité, l'influence de milieux gazeux extérieurs variés. La question est délicate et complexe. Nous changeons ici le mode de vie du végétal ; il faut s'attendre à ce que le travail cellulaire soit aussi influencé. Quelle sera la répercussion de ce nouveau milieu sur l'acidité ? C'est ce que je me suis proposé de déterminer.

Mais, à mon avis, les résultats fournis par l'étude de l'acidification ou de la désacidification ne devaient point suffire; il fallait déterminer les changements produits dans cette atmosphère extérieure artificielle, par le séjour plus ou moins prolongé du végétal, et essayer d'interpréter les chiffres obtenus.

Des expériences préliminaires ont donc été d'abord effectuées, dans bien des cas, en mélangeant approximativement une certaine quantité de gaz donné, à un volume connu d'air ; elles m'ont fourni des renseignements préalables sur les variations de l'acidité subies par la plante. Des résultats plus précis ont été ensuite obtenus, par les analyses des gaz initiaux et finaux, et ont ainsi complété les premiers essais.

J'ajouterai que, dans chaque série d'expériences, les comparaisons ont été faites entre des feuilles détachées du même pied, possédant, à quelques milligrammes près, le même poids, les unes plongées dans les gaz étudiés (hydrogène, oxygène, azote, anhydride carbonique, oxyde de carbone), les autres dans l'air atmosphérique, toutes conditions d'éclairement, de température et de volume gazeux étant identiques.

L'étude de l'action de chaque gaz sera respectivement faite, comme précédemment pour l'air ordinaire, à trois points de vue différents :

a) Influence sur l'acidification;

b) Influence sur la désacidification à l'obscurité;

c) Influence sur la désacidification à la lumière.

a. Influence sur l'acidification. Échanges gazeux. — 1° *Hydrogène*. — Il est hors de doute que les plantes possèdent une respiration dite intramoléculaire ; l'oxygène nécessaire à cette respiration est fourni soit par les éléments constituants de la cellule, soit par l'air dissous dans le suc cellulaire, les plantes renfermant une atmosphère interne que bon nombre de travaux nous ont appris à ne pas négliger.

Ceci étant posé, et, d'autre part, les acides organiques devant être considérés comme des produits de combustions incomplètes, on peut penser que dans l'hydrogène pur, les Crassulacées, grâce à leur respiration intramoléculaire, forment, la nuit, une certaine quantité d'acide malique.

Le fait mérite cependant d'être étudié avec soin. Quelques auteurs, comme Mayer (1), admettent, en effet, cette formation ; d'autres, tels que Warburg (2), la contestent.

Or, il résulte d'expériences effectuées de mars à août 1902, que, grâce à cette respiration particulière, il se forme, pendant la nuit, une certaine quantité d'acide malique chez des *Sempervivum tectorum* ou des *Echeveria glauca* plongés dans de l'hydrogène pur :

NOM de la plante.	DATE de l'expérience.	ACIDE MALIQUE PAR GRAMME FRAIS		
		Mise en expérience.	Hydrogène.	Air (sous cloche).
		milligr.	milligr.	milligr.
Sempervivum tectorum.	29-30 mars 1902.....	2,1	4,1	6,1
	15-16 mai	3,0	7,6	8,1
	16-17 —	2,5	5,6	8,0
	14-15 juillet.....	1,3	3,4	3,8
	20-21 août	1,8	2,5	2,9
Echeveria glauca.	23-24 mars 1902.....	2,5	5,7	6,0
	25-26 —	1,8	2,8	4,9
	29-30 —	2,2	3,6	6,1

Comme Mayer l'a indiqué, la production d'acide malique,

(1) Mayer, *loc. cit.*
(2) Warburg, d'après *Ann. agr.*, t. XII, p. 272.

chez les Crassulacées, se fait même en l'absence d'oxygène extérieur, dans une atmosphère d'hydrogène pur. Il faut remarquer toutefois, que la proportion formée, dans ces conditions, est constamment inférieure à celle qui se produit chez une feuille comparable, placée dans l'air ordinaire.

J'ajouterai que les analyses du gaz initial et final indiquent de faibles variations. Dans l'hydrogène pur, on observe quelquefois un dégagement extrêmement faible d'anhydride carbonique ; si l'hydrogène est mélangé d'une certaine quantité d'air, la respiration n'est plus uniquement intramoléculaire ; l'oxygène de l'air extérieur est partiellement absorbé ; il se dégage de l'anhydride carbonique en quantité appréciable, et le quotient respiratoire $\frac{CO^2}{O}$ est plus petit que l'unité, comme dans le cas où la plante respire dans l'air ordinaire. Voici les expériences faites avec des *Sempervivum tectorum* en juillet-août 1902.

		TEMPÉRATURE.	MISE en expérience (soir).	LENDEMAIN MATIN DANS HYDROGÈNE P. 100					
				100,00.	89,86.	78,49.	66,14.	43,77.	0,00. Air sous cloche.
		Degrés.							
I.	Acide malique (en milligrammes)	25	1,3	3,4	»	»	»	»	3,8
	CO^2 dégagé p. 100.	»	»	»	»	»	»	»	0,30
	O absorbé p. 100.	»	»	»	»	»	»	»	1,24
	$\frac{CO^2}{O}$	»	»	»	»	»	»	»	0,24
II.	Acide malique (en milligrammes)	25	1,8	2,5	3,6	3,7	3,6	3,6	4,0
	CO^2 dégagé p. 100.	»	»	0,10	0,52	0,52	0,32	0,41	0,41
	O absorbé p. 100.	»	»	»	0,65	0,58	0,52	0,48	0,75
	$\frac{CO^2}{O}$	»	»	»	0,80	0,89	0,61	0,85	0,54

A. *Une Crassulacée placée, la nuit, dans du gaz hydrogène pur, fabrique néanmoins, grâce à son atmosphère interne, une certaine quantité d'acide malique.*

B. *Lorsque le gaz hydrogène est mélangé d'une proportion*

plus ou moins grande d'air, on observe un quotient $\frac{CO^2}{O} < 1$.

C. *La quantité d'acide malique produit est, dans ces conditions, légèrement inférieure à celle qui se forme dans l'air atmosphérique.*

2° *Oxygène. Azote.* — J'ai groupé l'étude de l'influence de l'oxygène et de l'azote sur l'acidité. Les expériences effectuées avec ces deux gaz ne peuvent, à mon avis, être séparées, l'abondance de l'un entraînant la diminution de l'autre, et *vice versa*.

La proportion relative d'oxygène dans l'air influe-t-elle sur la formation des acides organiques ?

Des observations préliminaires effectuées en préparant des atmosphères de composition variable, par mélange approximatif d'une certaine quantité d'air atmosphérique à un volume donné d'oxygène, m'ont préalablement montré que, d'une façon générale, les feuilles de *Sempervivum tectorum* fabriquent, dans ces conditions, un peu plus d'acide malique que dans l'air ordinaire ; cette différence en plus est cependant faible.

L'acidification est, au contraire, quelque peu gênée lorsque le milieu s'enrichit en azote; toutefois, même lorsque la feuille est placée dans l'azote pur, l'acidification est encore appréciable, et cela probablement (comme dans le cas de l'hydrogène), à cause de l'atmosphère interne de la plante qui permet l'oxydation incomplète d'une partie des hydrates de carbone assimilés :

	Acide malique en milligrammes.
Analyse du début de l'expérience, 20 mai, soir.....	5,0
Analyse du lendemain, 21 mai matin (air sous cloche).....	7,9
— — (95 p. 100 oxygène environ).	8,0
— — (60 —).	8,7
— — (40 —).	8,9
— — (35 —).	9,6
— — (25 —).	8,9
— — (21 —).	7,9
— — (18 —).	7,4
— — (15 —).	6,9
— — (10 —).	6,7
— — (0,00 — azote pur).....	6,0

La proportion d'oxygène, lorsqu'elle est au-dessus de la teneur normale de l'atmosphère, n'influe donc que légèrement sur l'acidification. Ces expériences permettent même d'émettre un doute sur le fait indiqué par M. Warburg (1), à savoir : qu'il faut peu d'oxygène pour la formation des acides, et qu'un excès de ce gaz facilite la désacidification ; d'ailleurs M. Aubert (2), dans son travail, soutient une opinion conforme à mes résultats.

Si, examinant de plus près ce qui se passe, on fait l'analyse des milieux gazeux, on constate que la plante, pendant la nuit, dégage de l'acide carbonique ; elle absorbe de l'oxygène si le milieu extérieur en contient, et cela en proportions telles que les quotients respiratoires, faciles à établir, sont inférieurs à l'unité.

Ci-dessous, les résultats fournis par des feuilles de *Sempervivum tectorum* comparables, les 10-11 septembre 1902 :

	TEMPÉRATURE.	MISE en expérience (soir).	LENDEMAIN MATIN DANS OXYGÈNE P. 100.										
			96,53.	96,01.	96,00.	72,01.	63,75.	63,38.	20,79. Air.	14,47.	10,35.	1,45.	0,00. Azote pur.
Acide malique (en milligrammes)	Degrés. 23	2,1	4,8	4,7	4,7	4,9	4,7	4,6	4,4	4,0	3,8	3,8	3,2
CO^2 dégagé p. 100.....	»	»	0,74	0,76	0,85	0,63	0,74	1,00	0,31	0,31	0,42	0,41	0,31
O absorbé p. 100.....	»	»	3,07	2,00	1,83	1,54	1,87	2,36	0,65	0,53	0,58	0,52	0,00
$\frac{CO^2}{O}$	»	»	0,24	0,38	0,46	0,40	0,39	0,42	0,47	0,57	0,72	0,78	»

La façon de se comporter des Crassulacées pendant la nuit, dans des atmosphères plus ou moins riches en oxygène ou en azote, peut se traduire par les conclusions suivantes :

A. *L'oxygène, en plus grande quantité que dans l'air, favorise la production nocturne de l'acide malique.*

B. *L'azote, en plus forte proportion que dans l'air, entrave*

(1) *Ann. agron.*, t. XII, p. 272.
(2) Aubert, Thèse, 1re partie, p. 37.

l'acidification : celle-ci n'est cependant pas négligeable même dans l'azote pur.

C. *Dans tous les cas où l'oxygène est fourni à la plante, le quotient respiratoire est inférieur à l'unité.*

3° *Anhydride carbonique.* — Quelques expériences préliminaires m'ont d'abord permis de constater que, dans une atmosphère assez fortement chargée en anhydride carbonique, les feuilles de *Sempervivum tectorum* fabriquent, pendant la nuit, une proportion d'acide malique bien moindre que dans l'air.

Ainsi, placées le 1er mai 1902, le soir, dans des milieux différemment riches en CO^2, elles ont fourni à l'analyse, le 2 mai au matin, les résultats suivants :

	Acide malique (en milligr.).
Analyse du début, 1er mai, soir (mise en expérience).....	3,6
Analyse du début, 2 mai, matin (air sous cloche).....	4,8
— — (CO^2 5 p. 100 environ).....	4,7
— — (— 10 —).....	4,4
— — (— 20 —).....	3,7
— — (— 50 —).....	3,6
— — (— 100 —).....	3,6

Ces premières données, bien que devant être complétées par l'analyse des gaz, me permettent déjà de mettre en doute la conclusion exprimée par M. Aubert (1), à savoir : qu'un *Sempervivum tectorum* plongé dans une « atmosphère chargée d'acide carbonique, fabrique une plus grande quantité d'acide malique que dans l'air. »

J'ai répété un certain nombre de fois cette expérience ; les résultats ont toujours été comparables : *10 à 20 p. 100 de gaz carbonique ralentissent déjà considérablement l'acidification.*

Voici maintenant les chiffres fournis par l'analyse précise des échanges gazeux, effectuée le 27-28 août 1902.

(1) *Loc. cit.*, p. 41.

	TEMPÉRATURE.	MISE en expérience (soir).	LENDEMAIN MATIN DANS CO^2 P. 100.						
			99,15.	98,94.	41,40.	22,00.	18,41.	16,02.	0,00. Air sous cloche.
	Degrés.								
Acide malique (en milligr.).	20	2,6	2,6	2,6	2,6	3,1	3,1	3,1	4,2
CO^2 dégagé p. 100.....	»	»	0,09	0,11	0,25	0,30	0,18	0,33	0,31
O absorbé p. 100.....	»	»	»	»	0,25	0,46	0,35	0,61	0,72
CO^2 p. 100.....	»	»	»	»	1,00	0,65	0,51	0,54	0,43

Ainsi donc, dans les Crassulacées :

A. *Loin de favoriser la formation de l'acide malique, l'anhydride carbonique la gêne notablement.*

B. *Une proportion considérable de CO^2 empêche même totalement l'acide organique de se former.*

C. *Dans les cas où les feuilles s'enrichissent en acide malique, le quotient respiratoire $\frac{CO^2}{O}$ est toujours inférieur à l'unité.*

4° *Oxyde de carbone.* — L'oxyde de carbone, qui exerce une influence si néfaste sur l'organisme animal, agit-il sur la production des acides organiques chez les Crassulacées? La question m'a paru digne d'être étudiée.

J'ai observé que, dans une atmosphère de plus en plus chargée en CO, des feuilles de *Sempervivum tectorum* fabriquent de moins en moins de l'acide malique, si bien que, dans de l'oxyde de carbone pur, la production est à peu près nulle. En effet :

			Acide malique (en milligr.).
Analyse du début, 26 mai, soir.....			3,6
Analyse du lendemain, 27 mai, matin (sous cloche).....			8,3
—	—	(10 p. 100 CO environ).	8,1
—	—	(20 —).	6,7
—	—	(50 —).	6,1
—	—	(100 —).	4,0

Les échanges gazeux de la plante sont encore ici du même ordre que dans l'air atmosphérique : lorsqu'une certaine quantité d'air est mêlée au gaz CO, il y a dégagement de CO^2 et absorption d'O, en proportions telles que $\frac{CO^2}{O} < 1$.

Les chiffres suivants ont été obtenus le 29-30 septembre 1902 :

	TEMPÉRATURE.	MISE en expérience (soir).	LENDEMAIN MATIN DANS CO P. 100.					
			100.00	75,80.	55,92.	38,28.	32,22.	0,00. Air sous cloche.
	Degrés.							
de malique (en millig.)	19	2,4	2,5	4,0	4,1	5,1	5,2	6,8
$\frac{CO^2}{O}$ dégagé p. 100.	»	»	0,41	0,54	0,53	0,31	0,31	0,15
O absorbé p. 100....	»	»	»	0,60	0,58	0,58	0,45	0,48
$\frac{CO^2}{O}$.....	»	»	»	0,90	0,91	0,53	0,68	0,31

Ces résultats sont faits pour nous surprendre. Il est étrange de voir un gaz aussi éminemment toxique que CO, n'empêcher totalement l'acidification que lorsqu'il est sensiblement pur (l'acide malique est produit en quantité appréciable, même lorsque le milieu renferme 75 p. 100 de CO). Claude Bernard (1) a cependant démontré l'influence perturbatrice de ce gaz sur un autre phénomène biologique, la germination (1/6 de CO dans l'air l'arrêterait, d'après l'auteur). Il est vrai que M. Linossier (2) n'a pas constaté l'arrêt de ce dernier phénomène, même dans une atmosphère renfermant 79 p. 100 d'oxyde de carbone. Il n'a pu donner, de cette contradiction avec l'illustre savant, aucune explication plausible. Je me contente moi-même, en rapprochant mes expériences de celles de M. Linossier, de résumer ainsi, sans les interpréter autrement, les faits qui résultent de l'étude de l'influence de l'oxyde de carbone sur l'acidification :

A. *L'acidification des Crassulacées est entravée par la présence d'oxyde de carbone, mais elle n'est à peu près complètement empêchée que dans ce gaz pur.*

(1) Leçon sur l'action des substances toxiques et médicamenteuses.
(2) *C. R.*, t. CVIII, p. 820.

B. *Les échanges gazeux qui se produisent ainsi, pendant la nuit, sont de même sens que ceux constatés dans l'air ordinaire, c'est-à-dire représentés par un quotient respiratoire* $\frac{CO^2}{O} < 1$.

Cette étude d'ensemble de l'influence du milieu gazeux extérieur, sur l'acidification nocturne d'une feuille de Crassulacée, montre que l'acide malique se produit, dans ces diverses atmosphères artificielles, lorsque $\frac{CO^2}{O}$ est plus petit que l'unité. Comme dans l'air ordinaire, l'acidification est encore ici intimement liée aux diverses valeurs de ce quotient respiratoire.

b. **Influence sur la désacidification à l'obscurité. Échanges gazeux.** — 1° *Hydrogène.* — Des feuilles de *Sempervivum tectorum* détachées le matin (riches par conséquent en acide malique), et plongées dans de l'hydrogène pur ou dilué d'air, ne perdent dans la journée, à l'obscurité, qu'une très petite quantité d'acide malique.

Comme échanges gazeux, il se produit un très léger dégagement d'acide carbonique pour les feuilles maintenues dans l'hydrogène pur; si ce dernier gaz est mélangé, au début de l'expérience, à une certaine quantité d'air, CO^2 expiré est plus considérable. De plus, la proportion d'oxygène absorbé est inférieure à celle de CO^2 produit, fait analogue à celui que l'on observe avec des feuilles placées dans l'air atmosphérique.

L'expérience du 23 août 1902 m'a donné :

	TEMPÉRATURE.	MISE en expérience (matin).	SOIR DANS HYDROGÈNE P. 100.			
			100,00.	84,93.	44,68.	0,00 Air sous cloche.
	Degrés.					
Acide malique (en milligrammes).	26	6,5	6,2	6,2	6,3	6,2
CO^2 dégagé p. 100.	»	»	0,21	0,42	0,64	0,63
O absorbé p. 100.	»	»	0,00	0,28	0,43	0,41
$\frac{CO^2}{O}$	»	»	»	1,50	1,48	1,53

Placée pendant le jour, à l'obscurité, dans une atmosphère d'hydrogène pur, ou dilué d'air, une Crassulacée :

A. *Ne perd, comme dans l'air atmosphérique, qu'une très petite quantité d'acide malique;*

B. *Possède des échanges gazeux se traduisant par un léger dégagement de* CO^2 *dans l'hydrogène pur, et par un quotient* $\frac{CO^2}{O} > 1$, *lorsque ce gaz est mélangé d'une certaine proportion d'air.*

2° *Oxygène. Azote.* — La proportion d'acide malique des feuilles de *Sempervivum* plongées dans de l'air, plus ou moins riche en oxygène ou en azote, ne subit que de très légères variations pendant une journée.

De l'acide carbonique se dégage, même dans une atmosphère d'azote pur.

Le plus souvent, le rapport $\frac{CO^2}{O}$ est, comme dans l'air ordinaire, supérieur à l'unité, mais il varie cependant, entre des limites assez larges ; c'est ainsi que si la proportion d'oxygène est considérable, ce rapport se rapproche de 1 et peut même être inférieur à l'unité (dans ce dernier cas, on n'observe pas de désacidification).

	TEMPÉRATURE.	MISE en expérience (matin).	SOIR DANS OXYGÈNE P. 100.									
			97,01.	96,14.	79,85.	62,09.	39,12.	20,76. Air sous cloche.	15,32.	5,21.	2,07.	0,00 Azote pur.
	Degrés.											
Acide malique (en milligr.).	24	4,2	4,3	4,3	4,1	»	4,0	»	»	»	»	»
	27	6,7	»	»	»	6,1	»	5,8	»	»	»	»
	25	7,2	»	»	»	»	»	»	6,7	7,0	7,0	7,1
CO^2 dégagé p. 100...	»	»	0,83	0,96	0,51	0,51	0,32	0,42	0,41	0,32	0,41	0,42
O absorbé p. 100...	»	»	1,00	1,27	0,51	0,50	0,31	0,24	0,23	0,36	0,30	0,00
$\frac{CO^2}{O}$	»	»	0,83	0,75	1,00	1,02	1,02	1,75	1,78	1,44	1,36	»

Il semble donc découler de ce tableau les faits suivants :

A. *Les Crassulacées placées le jour, à l'obscurité, dans un*

air plus ou moins riche en oxygène, perdent peu d'acide malique.

B. *Pendant ce temps, il y a un dégagement d'acide carbonique et une absorption d'oxygène tels que* $\frac{CO^2}{O}$ *est* > 1 *; toutefois, lorsque l'atmosphère est très chargée en oxygène, ce rapport s'abaisse vers l'unité et peut être* < 1.

3° *Anhydride carbonique.* — La teneur en acide malique d'une Crassulacée enfermée, durant une journée, à l'obscurité, dans des atmosphères chargées diversement en CO^2, varie dans de très faibles proportions. Les changements de composition du milieu gazeux sont eux-mêmes très restreints, et quelque peu difficiles à saisir; tout au plus constate-t-on un *très léger* dégagement d'acide carbonique, et une absorption également *faible* d'oxygène. Mais les chiffres fournis par les analyses du gaz final diffèrent si peu de ceux obtenus avec le gaz initial, que je me contente d'indiquer ces simples constatations.

Ainsi, pendant le jour, à l'obscurité, une Crassulacée placée dans des milieux gazeux plus ou moins chargés en CO^2, *varie très peu sa richesse en acide malique; elle absorbe pendant ce temps de l'oxygène et dégage de l'acide carbonique; mais ces échanges gazeux sont extrêmement faibles.*

4° *Oxyde de carbone.* — Les variations subies par des feuilles de *Sempervivum tectorum*, plongées le jour, à l'obscurité, dans des atmosphères de richesse variable en CO, sont représentées par le tableau suivant :

	TEMPÉRATURE.	MISE en expérience (matin).	SOIR DANS CO P. 100.				
			100,00.	71,58.	44,65.	28,00.	0.00. Air sous cloche.
	Degrés.						
Acide malique (en milligrammes).	18	5,9	5,6	5,7	5,6	5,7	5,6 / 0,20
CO^2 dégagé p. 100.	»	»	0,21	0,11	0,32	0,30	0,14
O absorbé p. 100.	»	»	»	0,09	0,24	0,26	
$\frac{CO^2}{O}$	»	»	»	1,22	1,33	1,16	1,42

Pendant le jour et à l'obscurité :

A. *La désacidification des Crassulacées dans l'oxyde de carbone est peu intense;*

B. *Le quotient* $\frac{CO^2}{O}$ *est, dans ces conditions, supérieur à l'unité.*

Donc, pendant le jour et à l'obscurité, dans une atmosphère de composition variable, la désacidification d'une Crassulacée, riche en acide malique, est généralement faible; dans ce cas, les rapports $\frac{CO^2}{O}$ sont, ainsi que dans l'air ordinaire, supérieurs à l'unité.

c. **Influence sur la désacidification à la lumière. Échanges gazeux.** — 1° *Hydrogène.* — Un certain nombre de feuilles de *Sempervivum* et d'*Echeveria*, détachées le matin, ont été placées dans de l'hydrogène pur ou plus ou moins mélangé d'air, sous cloche, et à une lumière diffuse intense. Les analyses effectuées le soir, après sept à huit heures d'expérience, ont donné :

NOM de la plante.	DATE de l'expérience.	ACIDE MALIQUE PAR GRAMME FRAIS.						
		MISE en expérience.	SOIR DANS HYDROGÈNE P. 100.					
			100,00.	86,43.	82,72.	59,67.	59,53.	0,00. Air sous cloche.
		Mil.	Mil.	Mil.	Mil.	Mil.	Mil.	Milligr.
Sempervivum tectorum...	17 mai 1902.	7,2	3,3	»	»	»	»	1,3
	17 mai. —	7,1	2,8	»	»	»	»	1,3
	15 juillet. —	4,8	3,8	»	»	»	»	3,4
	17 juillet. —	5,0	3,7	3,0	»	»	3,0	2,8
	15 juillet. —	4,8	»	»	4,1	3,8	»	3,4
Echeveria glauca..	25 mars. —	3,7	2,0	»	»	»	»	1,7

L'analyse des gaz est ici très instructive. Elle permet de constater, chaque fois, un dégagement d'oxygène. A quelle cause faut-il attribuer ce phénomène? En partie à la décomposition de l'acide malique qui donne d'abord de l'acide carbonique, et celui-ci est réduit au sein même du tissu de la

feuille avec fixation de carbone et dégagement d'oxygène ; de sorte que si le pyrogallate de potasse ne décelait pas trace d'oxygène dans l'air initial, l'air final en renferme une quantité appréciable, et si l'air initial en contenait une certaine proportion, celle-ci devient encore plus forte dans l'air final. De plus, on observe, dans quelques cas, mais pas d'une façon constante, un dégagement faible d'acide carbonique ; CO^2 provenant de la respiration a donc été, en majeure partie, décomposé par la chlorophylle.

Voici une expérience faite avec le *Sempervivum tectorum :*

	TEMPÉRATURE.	MISE en expérience (matin).	SOIR DANS HYDROGÈNE P. 100.					
			100,00.	86,43.	82,72.	59,67.	59,53.	0,00. Air sous cloche.
	Degrés.							
Acide malique (en millig.)	27	4,8	4,2	»	4,1	3,8	»	3,4
	28	5,0	»	3,0	»	»	3,0	2,8
O dégagé p. 100....	»	»	0,77	0,84	0,88	0,67	0,70	0,69
CO^2 dégagé p. 100....	»	»	Traces.	0,00	0,00	Traces.	0,00	0,00

Ces observations sont dignes d'être retenues. Elles montrent que, contrairement à l'opinion émise par certains auteurs, la décomposition de l'acide malique, chez les Crassulacées, ne réclame pas forcément une certaine quantité d'oxygène dans l'atmosphère externe ; sans doute la désacidification dans l'hydrogène est moins rapide, moins avancée que dans l'air, mais elle n'en existe pas moins, et se traduit nettement par les changements de composition subis par l'atmosphère ambiante.

A. *Une Crassulacée placée pendant le jour à la lumière, dans une atmosphère d'hydrogène pur, ou plus ou moins dilué d'air, perd une notable proportion d'acide malique, moins cependant que lorsqu'elle est plongée dans l'air atmosphérique ;*

B. *Il se produit pendant ce temps, dans l'atmosphère ambiante, un dégagement appréciable d'oxygène.*

2° *Oxygène. Azote.* — Placées dans des atmosphères plus ou moins riches en oxygène ou en azote, des feuilles de *Semperrivum tectorum* perdent de l'acide malique. Ainsi que le montrent les chiffres ci-dessous obtenus par des expériences préliminaires, la désacidification se produit mieux dans l'air normal que dans un milieu gazeux plus chargé soit en oxygène, soit en azote. L'excès de l'un ou de l'autre de ces gaz semble donc entraver la diminution de l'acide malique pendant le jour, à la lumière ; la diminution est peu sensible dans l'oxygène et l'azote purs.

	Acide malique (en milligr.).
Analyse du début, 3 mai, matin.....	8,3
— — soir (air sous cloche).....	4,8
— — (95 p. 100 oxygène, environ)..	7,3
— — (60 — — ..	6,3
— — (40 — — ..	5,0
— — (30 — — ..	5,7
— — (25 — — ..	5,2
— — (21 — (air sous cloche)...	4,8
— — (18 — oxygène environ)..	4,9
— — (15 — —	5,2
— — (10 — —	5,7
— — (0,00 — azote pur).....	7,8

S'il est naturel de penser qu'une atmosphère de plus en plus riche en azote entrave d'autant mieux la désacidification, il semble, par contre, qu'une plus grande quantité d'oxygène doive amener une plus forte combustion des composés carbonés, et faciliter la destruction des acides organiques. Warburg (1) a lui-même indiqué qu'un excès de ce gaz favorise cette destruction. Mais l'acidification et la désacidification sont, en somme, deux phénomènes coexistants, se produisant constamment, et le terme final observé n'est que la résultante des deux actions contraires. Or, j'ai montré, ailleurs, que l'excès d'oxygène favorise l'acidification. L'acide malique, en un temps donné, peut donc, dans des milieux gazeux fortement chargés en oxygène, être produit en plus grande quantité que dans l'air

(1) *Ann. agr.*, t. XII, p. 272

ordinaire, et cette différence en plus peut suffire pour que l'acidité finale se traduise par une très légère diminution sur l'acidité du début.

D'ailleurs, les échanges gazeux qui se produisent sont ici très spéciaux, et méritent d'être signalés; ils sont de nature fort différente, suivant que l'atmosphère artificielle est plus riche que l'air ordinaire en oxygène ou en azote; je les exposerai séparément.

Lorsque l'oxygène est abondant, les choses se passent autrement que dans l'air ordinaire; tandis qu'on n'observe le plus souvent, dans ce dernier cas, qu'un dégagement d'oxygène, il y a au contraire émission manifeste d'acide carbonique et absorption d'oxygène, lorsque l'atmosphère confinée contient une forte proportion de celui-ci :

	TEMPÉRATURE.	MISE en expérience (matin).	SOIR DANS OXYGÈNE P. 100.					
			96,38.	81,57.	63,10.	56,30.	45,54.	20,68.
	Degrés.							
Acide malique (en milligr.)	28	5,2	5,0	4,7	»	»	3,6	3,3
	26	6,7	»	»	5,2	5,2	»	»
CO^2 dégagé p. 100....	»	»	0,94	0,63	0,35	0,20	0,10	Traces.
O absorbé p. 100....	»	»	1,10	0,71	0,40	0,13	Léger dégagement d'oxygène.	Dégagement d'oxygène.

Ces résultats s'écartent sensiblement de ceux fournis par les autres gaz. Il ne m'est pas possible d'en donner une interprétation satisfaisante. A la lumière, comme à l'obscurité (on l'a déjà vu ailleurs), les échanges gazeux dans une atmosphère très riche en oxygène, paraissent bien particuliers. Je ferai remarquer toutefois, que la constance de CO^2 dégagé et d'O absorbé, en plus forte quantité que dans l'air, est conforme aux expériences de MM. Berthelot et André (1), qui ont démontré l'accroissement des phénomènes d'oxyda-

(1) *C. R.*, t. CXIX.

tion, dans les feuilles plongées dans l'oxygène en grande quantité. En outre, il est possible que l'assimilation chlorophyllienne soit moins intense dans un milieu très riche en oxygène, ce qui entraînerait, naturellement, une diminution plus faible de l'acide malique.

Si le milieu ambiant est, au contraire, très chargé en azote, les échanges gazeux du *Sempervivum* sont de même sens que dans l'air atmosphérique : on observe un dégagement très net d'oxygène :

	TEMPÉRATURE.	MISE en expérience (matin).	SOIR DANS OXYGÈNE P. 100.									
			20,79.	20,74.	15,43.	11,20.	8,78.	8,61.	4,93.	1,86.	0,00. Azote pur.	0,00. Azote pur.
	Degrés.											
Acide malique (en milligr.).	25	5,6	4,9	»	»	»	»	5,2	»	»	»	5,5
	26	3,9	»	2,5	3,2	3,2	3,6	»	3,4	3,8	3,7	»
O dégagé p. 100...	»	»	0,38	0,32	0,32	0,35	0,31	0,27	0,32	0,23	0,21	0,20
CO^2 dégagé p. 100...	»	»	0,00	traces	traces	0,00	0,00	traces	0,00	0,00	0,00	0,00

Il faut donc retenir de toutes ces expériences à la lumière que :

A. *L'acidité des Crassulacées diminue moins que dans l'air ordinaire, lorsque celui-ci contient une proportion d'oxygène bien supérieure à la normale : dans ces cas on constate généralement un dégagement de CO^2 et une absorption d'O ;*

B. *L'acide malique diminue aussi d'autant moins, que la quantité d'azote dans l'air s'élève au-dessus des proportions normales de l'atmosphère ; il y a alors enrichissement du milieu en oxygène.*

3° *Anhydride carbonique.* — J'ai placé à une lumière diffuse intense des feuilles de *Sempervivum tectorum* dans des atmosphères artificielles, contenant approximativement 5, 10, 20, 50 et 95 à 100 p. 100 d'acide carbonique. Par comparaison avec des feuilles plongées dans l'air exempt de CO^2, j'ai déterminé l'influence plus ou moins profonde du gaz carbonique, sur la disparition diurne de l'acide malique.

Voici les résultats obtenus :

	Acide malique (en milligr.)
Analyse du début, 30 avril matin.....	6,0
— — soir (air sous cloche).....	4,4
— — (5 p. 100 CO^2 environ).	5,8
— — (10 — —).	5,8
— — (20 — —).	5,7
— — (50 — —).	5,8
— — (100 — —).	6,0

Ces premières données montrent déjà que l'anhydride carbonique, même à faible dose, entrave fortement la destruction de l'acide malique, chez les Crassulacées.

Mais il ne fallait point se contenter de cette observation, faite d'ailleurs en 1886 par M. Warburg (1). Il importait d'analyser très exactement les échanges gazeux, afin de pouvoir donner une interprétation rationnelle de ces faits.

Cette étude donne des résultats très nets : on observe une absorption d'acide carbonique évidente, et un dégagement d'oxygène également très appréciable, sauf toutefois dans le cas où l'atmosphère artificielle est composée de gaz CO^2 à peu près pur.

	TEMPÉRATURE.	MISE en expérience (matin).	SOIR DANS CO^2 P. 100.						
			99,02.	25,18.	24,47.	17,51.	8,14.	5,90.	0,00. Air sous cloche.
	Degrés.								
Acide malique (en milligr.).....	26	3,6	3,6	»	»	»	»	»	3,2
	26	4,6	»	4,1	4,2	»	»	»	3,0
	24	4,4	»	»	»	4,1	»	»	3,4
	25	7,2	»	»	»	»	7,2	7,0	4,2
CO^2 absorbé p. 100.	»	»	0,00	0,43	0,47	0,50	0,63	0,67	»
O dégagé p. 100...	»	»	0,00	0,40	0,52	0,66	0,88	0,82	0,12 à 0,26

L'explication des observations ci-dessus me paraît devoir être la suivante :

Les feuilles plongées dans CO^2 pur n'assimilent pas; la teneur en acides et l'atmosphère externe ne subissent pas

(1) *Loc. cit.*

de changement appréciable ; la feuille ne fonctionne plus normalement. Lorsque le milieu gazeux contient une assez forte quantité d'air, l'assimilation chlorophyllienne intervient ; il y a fixation de carbone (diminution de CO^2 total) et dégagement d'oxygène ; mais les acides organiques ne sont pas influencés, car l'énergie chlorophyllienne trouvant dans l'air environnant une suffisante quantité de gaz carbonique, se porte pour ainsi dire toute, *sur la décomposition de ce gaz extérieur, au bénéfice de l'acide malique qui reste sensiblement intact*. Dans l'air exempt de CO^2, les choses se passent comme il a été dit précédemment.

Telle est l'interprétation logique, basée sur l'expérience, que l'on peut donner de ces phénomènes.

En résumé, dans une atmosphère chargée d'anhydride carbonique et à la lumière :

A. *La désacidification des Crassulacées est à peu près annulée par la présence de* CO^2.

B. *Il se produit, par suite de l'assimilation chlorophyllienne, une absorption d'acide carbonique extérieur et un dégagement d'oxygène, sauf toutefois pour le cas où la plante est placée dans* CO^2 *à peu près pur.*

4° *Oxyde de carbone.* — De même que la présence d'oxyde de carbone entrave l'acidification nocturne des Crassulacées, le même gaz gêne la désacidification diurne à la lumière.

L'expérience suivante, faite sur des feuilles de *Sempervivum tectorum*, m'a fourni comme variations dans la teneur en acide malique :

	Acide malique (en milligr.).
Analyse du début, 26 mai, matin.....	8,0
— — soir (air sous cloche).....	3,3
— — (10 p. 100 CO environ).	4,5
— — (20 — —).	7,2
— — (50 — —).	7,7
— — (100 — —).	8,0

Les échanges gazeux se traduisent simplement dans le gaz final, par un dégagement d'oxygène, ainsi que cela résulte du tableau suivant :

	TEMPÉRATURE.	MISE en expérience. (matin).	SOIR DANS CO p. 100.					
			100,00.	45,75.	41,37.	39,97.	11,83.	0,00. Air sous cloche.
	Degrés.							
Acide malique (en milligr.)..	20	4,8	4,8	4,7	4,5	4,5	4,4	4.0
O dégagé p. 100....	»	»	0,31	0,46	0,38	0,44	0,61	0,64

Donc les Crassulacées, à la lumière, en présence de CO :

A. *Perdent d'autant moins d'acide malique que l'atmosphère est plus riche en oxyde de carbone.*

B. *Cette désacidification est corrélative d'un dégagement d'oxygène.*

En somme, une Crassulacée placée le matin à la lumière, dans des gaz divers, perd généralement de l'acide malique dans la journée ; on constate alors un dégagement d'oxygène dans l'atmosphère externe. Cela tient à ce que, sous l'influence des rayons lumineux, la chlorophylle décompose non seulement CO^2 produit par la respiration, mais encore CO^2 provenant de la destruction de l'acide malique. Toutefois, lorsque le gaz extérieur contient une certaine quantité d'anhydride carbonique, celui-ci est en partie décomposé par la chlorophylle, alors que l'acide organique de la plante reste intact.

VII. — RÉSUMÉ DE LA DEUXIÈME PARTIE.

L'étude spéciale de quelques plantes grasses m'a permis de mettre en lumière un certain nombre de faits, que je vais résumer maintenant :

I. — Dans un premier chapitre, j'ai montré que l'acidité relative, chez les Crassulacées, ne varie pas seulement avec le développement du végétal ; elle diffère encore suivant qu'on effectue les déterminations le matin ou le soir, suivant que la plante a reçu une lumière plus ou moins vive, suivant l'âge

des feuilles analysées. Augmentant le matin, des feuilles jeunes aux feuilles adultes, le titre acidimétrique diminue au contraire le soir, après quelques heures d'insolation, des feuilles centrales aux feuilles périphériques.

II. — Les dosages, chez les Crassulacées, de l'alcalinité des cendres, qui donnent une idée approximative des acides combinés, tout en vérifiant que la désacidification diurne n'est pas due à la saturation par les bases, m'ont permis de faire quelques remarques intéressantes sur la répartition de ces acides combinés et leurs rapports avec les acides libres ou demi-combinés.

III. — Il résulte des variations de l'acidité relative dans une même journée, pour une même plante, que les rapports annoncés par certains auteurs entre la teneur en eau, la transpiration et cette acidité relative sont sensiblement applicables le matin, mais se trouvent le soir, toujours en défaut; des relations peuvent être établies, si, au lieu d'envisager les acides libres ou demi-combinés, on ne considère que les acides à l'état de sels neutres.

IV. — Passant ensuite à l'étude spéciale de la formation nocturne des acides organiques, j'ai mis en évidence, par des expériences multiples, l'influence néfaste d'une haute température, et les relations étroites qui paraissent exister entre l'acidification, et l'assimilation par la plante du carbone extérieur. L'analyse attentive des échanges gazeux et des quotients $\frac{CO^2}{O}$, en montrant combien la respiration est spéciale chez les Crassulacées, permet, en outre, d'expliquer nettement la répartition de l'acide malique dans les diverses feuilles d'une même plante, ainsi que les variations apportées dans l'acidification par une température plus ou moins élevée : l'acide malique est produit en quantité d'autant plus considérable que $\frac{CO^2}{O}$ s'abaisse davantage au-dessous de l'unité.

L'étude de l'influence des anesthésiques sur l'acidifica-

tion montre que celle-ci est intimement liée à l'activité cellulaire, puisqu'elle ne se produit pas lorsqu'on anesthésie le protoplasme par des vapeurs d'éther ou de chloroforme.

En ce qui concerne la destruction des acides, j'ai observé qu'une Crassulacée riche en acide malique et placée à l'obscurité perd, peu à peu, une certaine portion de cet acide ; cela tient à ce que, contrairement à l'opinion de quelques auteurs, par suite de la combustion des acides organiques, le rapport $\frac{CO^2}{O}$ est plus grand que l'unité ; il s'en écarte d'autant plus que la diminution de l'acide malique est plus prononcée.

Si la plante est exposée à la lumière, la chlorophylle intervient à son tour et amène une diminution encore plus intense de l'acidité. L'anhydride carbonique, provenant de la décomposition de l'acide malique, est alors réduit au sein même des tissus avec fixation de carbone et dégagement d'oxygène, et la résultante des échanges gazeux dépend de la prédominance du phénomène respiratoire ou du phènomène chlorophyllien. Cette manière de voir est confirmée par le fait que les anesthésiques entravent fortement la désacidification à la lumière.

V. — Un ensemble de recherches a été spécialement consacré à l'étude de l'influence du sectionnement sur l'acidité. Des résultats de quelque intérêt ont été obtenus en ce qui concerne les modifications apportées dans les échanges gazeux ou dans la formation et la destruction des acides organiques.

Constamment j'ai observé que les feuilles sectionnées ont un rapport $\frac{CO^2}{O}$ plus fort que les feuilles entières, et par suite, une teneur inférieure en acide malique; et il est intéressant de signaler, à ce propos, le parallélisme qui existe entre mes observations sur les plantes grasses et celles de M. Gerber sur les fruits acides,

VI. — La composition de l'atmosphère qui entoure la plante a également une action sur ces phénomènes.

De nombreuses expériences établissent que l'acide malique se produit mieux dans une atmosphère enrichie en oxygène, et qu'une forte proportion d'hydrogène, d'azote et d'oxyde de carbone gène quelque peu cette production ; celle-ci, bien qu'entravée totalement par l'oxyde de carbone pur et par 20 p. 100 d'acide carbonique environ, s'observe encore (faiblement, il est vrai), dans des gaz paraissant être moins toxiques pour la cellule, comme l'hydrogène ou l'azote purs. De plus, toutes les fois que le végétal fabrique de l'acide malique pendant la nuit, on observe, comme dans l'air ordinaire, un quotient $\frac{CO^2}{O}$ plus petit que 1.

Quant à la désacidification à l'obscurité, pendant une journée, elle est généralement faible. Elle correspond à des échanges gazeux représentés par des rapports $\frac{CO^2}{O}$ plus grands que l'unité, sauf lorsque la proportion d'oxygène dépasse 80 p. 100 environ ; dans ce cas le quotient respiratoire s'abaisse légèrement au-dessous de 1.

Plus forte est la désacidification à la lumière ; elle est gênée cependant par la présence d'une grande quantité de gaz inertes, mais elle se produit encore d'une façon appréciable dans l'hydrogène et l'azote purs ; 5 p. 100 de CO^2 dans l'atmosphère externe l'empêchent totalement, de même que l'oxyde de carbone à peu près pur. Enfin, lorsqu'il y a diminution de l'acide malique, à la lumière, on observe constamment un dégagement d'oxygène dans l'atmosphère confinée, et même si la désacidification ne se produit pas par suite de la présence de CO^2 dans l'air, on constate néanmoins une absorption nette d'anhydride carbonique et un dégagement d'oxygène.

CONCLUSIONS GÉNÉRALES

Sans rappeler ici les diverses conclusions énumérées dans le cours de ce mémoire, il se dégage de l'ensemble des *Recherches sur l'acidité végétale* un certain nombre d'idées générales qu'il est utile de mettre en relief.

Par des observations nombreuses, faites sur quelques plantes ordinaires, non grasses, j'ai constaté que les acides végétaux sont surtout fabriqués dans les parties jeunes des organes, sièges particuliers de l'activité cellulaire, du maximum de turgescence, des actions oxydantes dues ou non à des ferments, etc.

Conformément aux données de MM. Berthelot et André sur la neutralisation des acides par les bases du sol, et de M. Charabot sur l'éthérification chez les végétaux, ces acides, ainsi formés dans les parties jeunes, sont peu à peu saturés ou éthérifiés. J'ai montré que ces deux ordres de faits concordent pleinement avec la répartition dans les plantes de l'acidité relative (due aux acides libres et demi-combinés); celle-ci, en effet, diminue graduellement à mesure qu'on la détermine dans des organes pris à un état de développement plus avancé. Corroboré par l'étude détaillée de la feuille, de la tige et de la fleur, analysées à des âges différents, ce fait général prédomine nettement dans toute la première partie de ce travail.

Mais l'étude de l'acidité relative chez les végétaux est vraiment intéressante lorsqu'on l'effectue chez les plantes grasses. Tout en présentant une netteté de réactions remarquable, les variations du titre acidimétrique sont soumises ici aux plus petits changements des conditions externes, et les comparaisons sont quelquefois difficiles.

Ainsi, alors que l'exposition à la lumière des plantes non grasses ne fait subir à l'acidité que des variations à peu près insignifiantes, les acides libres et demi-combinés présentent, chez les Crassulacées, dans une journée, des variations énormes, tant au point de vue de leur quantité que de leur répartition. J'ai établi expérimentalement combien il est dès lors illusoire de vouloir, ainsi que l'ont fait certains auteurs, indiquer des règles trop absolues de répartition des acides dans les diverses feuilles d'une même plante; on peut en dire autant des relations trop étroites signalées entre la teneur en eau et la transpiration d'une part et l'acidité relative d'autre part; ce sont surtout les sels contenus dans ces diverses régions de la plante qui paraissent être en rapport avec la proportion d'eau et la transpiration.

D'un grand nombre d'expériences, j'ai déduit que la formation plus ou moins grande de l'acide malique durant la nuit, tout en dépendant de l'assimilation du carbone pendant le jour, est intimement liée à la respiration, et aux valeurs nocturnes, plus ou moins élevées, du rapport $\frac{CO^2}{O}$. Mais n'y a-t-il pas là autre chose qu'un simple phénomène chimique? Les ferments qui entrent peut-être en jeu pour toute espèce de réaction chimique de la cellule n'interviennent-ils pas? Il est permis de supposer qu'ils contribuent à cette oxydation, car, fait remarquable, l'oxygène n'est pas fixé par la cellule, lorsqu'on anesthésie le protoplasma par des vapeurs d'éther ou de chloroforme.

De mes essais sur la destruction des acides pendant le jour, j'ai conclu que l'acide malique diminue sous l'influence de deux fonctions générales de la plante : la respiration et l'assimilation.

Il est donc facile, d'après ces données, de concevoir le cycle de l'acidification et de la désacidification dans une Crassulacée, et d'expliquer la répartition de l'acide malique dans les différentes feuilles. D'une part, les valeurs noc-

turnes de $\frac{CO^2}{O}$ sont de plus en plus faibles à mesure qu'on s'écarte des feuilles centrales vers les feuilles adultes ; par suite, l'acide malique est produit en quantité plus grande chez celles-ci que chez celles-là. D'autre part, les valeurs diurnes de $\frac{CO^2}{O}$ et de $\frac{O}{C}$, représentant respectivement la respiration et l'assimilation, sont d'autant plus fortes qu'on s'adresse à des feuilles plus voisines de la périphérie : la diminution de l'acide malique est donc considérable chez ces dernières et faible chez les feuilles jeunes ; voilà pourquoi, contrairement à ce qui avait lieu le matin, ce sont les feuilles adultes qui, le soir, présentent le minimum d'acidité ; et ces feuilles adultes sont précisément celles qui, après avoir assimilé le plus pendant le jour, fabriquent la nuit suivante une grande quantité d'acide malique.

Ce sont là tout autant de réactions qui se passent journellement, chez les Crassulacées, avec plus ou moins d'intensité.

Mais, si les conditions d'existence normale pour la plante sont changées, autrement dit, s'il intervient des causes étrangères capables d'influer sur le travail cellulaire, ces causes ont aussi leur retentissement sur l'acidité. Dans cet ordre d'idées, je crois avoir démontré, d'une façon suffisamment probante, que le sectionnement des feuilles et la nature du milieu gazeux extérieur, sont des facteurs qui, tout en ne changeant pas le sens général des réactions, amènent cependant quelques perturbations dans les échanges gazeux, se traduisant par des modifications assez notables dans l'acidification et la désacidification.

Ainsi, par l'étude de quelques-uns des rapports qui paraissent exister entre l'acidité et certaines fonctions physiologiques du végétal, se trouve établie, une fois de plus, l'extrême complexité des phénomènes biologiques.

TABLE DES MATIÈRES

Pages.

I. Introduction 1

II. Historique et plan du travail 4

III. Méthodes de recherches 9

PREMIÈRE PARTIE

Acidité chez quelques plantes ordinaires (non grasses).

I. Feuille 13

a. Acidité dans les différentes feuilles d'une même plante. 13

b. Acidité dans les différentes régions d'une même feuille. 19

c. Acidité dans les plantes panachées et étiolées 21

d. Variations de l'acidité au cours d'une même journée... 23

II. Tige 25

a. Acidité dans les différentes régions d'une même tige... 25

b. Acidité des vrilles. Comparaison avec celle de la tige et de la feuille 27

III. Fleur 29

a. Acidité des fleurs à différents états de développement... 29

b. Acidité dans diverses pièces de la fleur 32

IV. Résumé de la première partie 36

DEUXIÈME PARTIE

Acidité chez quelques plantes grasses du groupe des Crassulacées.

I. Acidité relative (acides libres et demi-combinés) 39

a. Variations avec le développement 39

b. Répartition dans les différentes feuilles d'une même plante 40

c. Répartition dans les différentes régions d'une même feuille 43

II. Alcalinité des cendres (acides combinés) 44

a. Répartition dans les différentes feuilles d'une même plante 45

b. Répartition dans les différentes régions d'une même feuille 46

Pages.

III. Teneur en eau et transpiration. — Relations avec l'acidité..... 48
a. Répartition de l'eau dans les différentes feuilles d'une même plante..... 48
b. Relations entre la teneur en eau et l'acidité..... 49
c. Transpiration des différentes feuilles d'une même plante. 50
d. Relations entre la transpiration et l'acidité..... 52

IV. Formation et destruction des acides organiques..... 55
a. Formation des acides. Influence de l'assimilation du carbone..... 55
b. Influence de la température sur la formation des acides. 58
c. Relations entre la formation des acides et la respiration. 58
d. Influence des anesthésiques sur la formation des acides. 63
e. Destruction des acides organiques pendant le jour à l'obscurité. Échanges gazeux..... 65
f. Destruction des acides organiques à la lumière. Échanges gazeux..... 69
g. Influence des anesthésiques sur la destruction des acides. 73

V. Influence du sectionnement sur l'acidité..... 74
a. Influence sur l'acidification. Échanges gazeux..... 75
b. Influence sur la désacidification à l'obscurité. Échanges gazeux..... 78
c. Influence sur la désacidification à la lumière. Échanges gazeux..... 79

VI. Influence du milieu gazeux extérieur sur l'acidité..... 80
a. Influence sur l'acidification. Échanges gazeux..... 82
1° Hydrogène..... 82
2° Oxygène. Azote..... 84
3° Anhydride carbonique..... 86
4° Oxyde de carbone..... 87
b. Influence sur la désacidification à l'obscurité. Échanges gazeux..... 89
1° Hydrogène..... 89
2° Oxygène. Azote..... 90
3° Anhydride carbonique..... 91
4° Oxyde de carbone..... 91
c. Influence sur la désacidification à la lumière. Échanges gazeux..... 92
1° Hydrogène..... 92
2° Oxygène. Azote..... 94
3° Anhydride carbonique..... 96
4° Oxyde de carbone..... 98

VII. Résumé de la deuxième partie..... 99

Conclusions générales..... 103

RECHERCHES

SUR LES

PLANTES A BOURGEONS RADICAUX

Par M. MARCEL DUBARD

INTRODUCTION

Si l'on considère les jeunes pousses qui percent le sol au début de la période de végétation, on observe qu'elles ont des origines très diverses ; tantôt elles sont issues directement des graines, tantôt elles naissent de tiges souterraines, rhizomes normaux cheminant horizontalement à une certaine profondeur sous le sol, ou bien simplement région inférieure des anciennes tiges aériennes, enterrée, plus ou moins renflée et transformée en organe de réserve, formant ce qu'on appelle une souche ; enfin elles proviennent aussi, quoique moins fréquemment du système radical lui-même. Les racines sont en effet capables, chez un assez grand nombre d'arbres et quelques plantes herbacées, de fournir des bourgeons qui évoluent et constituent un mode particulier de multiplication de ces espèces.

Plusieurs de ces origines peuvent se rencontrer chez une même espèce ; à côté de la tige primordiale résultant du développement de la gemmule, on peut trouver des tiges issues de rhizome comme chez *Polygonatum vulgare*, de racines comme chez *Euphorbia Cyparissias*, de bulbilles comme chez certaines Dioscorées et, quoique les bourgeons radicaux des plantes à rhizome, lorsqu'ils existent, n'évo-

luent pas en général, il est cependant possible, dans certains cas, d'observer chez la même plante des pousses feuillées provenant soit des tiges souterraines, soit des racines, comme il arrive par exemple chez le *Geranium sanguineum*.

Dans ces divers cas, il n'est pas besoin d'un examen bien approfondi pour percevoir des différences morphologiques externes plus ou moins considérables entre les tiges d'origines diverses chez la même espèce, différences dans le port, dans la forme et la disposition des feuilles, qui souvent permettent de prévoir la provenance d'une pousse sans la déterrer.

Ces différences résultent des conditions particulières de développement de chaque tige considérée ; elles correspondent surtout aux variations de la nutrition. La tige primordiale se nourrit, au début surtout, aux dépens des réserves de la graine ; malgré les analogies de structure qui existent entre une tige souterraine et une racine, les bourgeons qui naissent sur ces deux organes ne sont pas placés dans des conditions identiques de nutrition ; leur végétation fournira donc des caractères différentiels de morphologie externe ou interne plus ou moins faciles à saisir, car il faut toujours tenir compte de la plasticité spécifique, si variable même pour des espèces voisines, et qui explique les divers degrés d'intensité des effets produits par une même cause.

Ce sont ces considérations qui m'ont amené à entreprendre une comparaison méthodique des tiges de diverses origines chez une même espèce ; mais le problème étant très vaste, j'ai dû le limiter le plus possible. Je me suis donc borné à l'étude des plantes dicotylédones possédant des bourgeons radicaux ; elles sont relativement peu nombreuses et j'ai choisi de préférence les espèces très communes de notre climat, afin de pouvoir les observer constamment dans leurs conditions normales de végétation. J'ai donc cherché, pour chacune des espèces étudiées, à mettre en évidence les caractères spéciaux des tiges radicales et j'ai dû pour cela les comparer aux autres tiges,

c'est-à-dire à la tige primordiale et aux pousses des rhizomes et des souches lorsqu'il y avait lieu.

HISTORIQUE

Aucun essai du même genre n'ayant été tenté jusqu'à présent, je ne puis citer de mémoires composés dans l'ordre d'idées que je me suis proposé. Je me contenterai de rappeler ici quelques notions historiques relatives aux bourgeons radicaux et relatées par M. van Tieghem (1).

Les bourgeons radicaux furent signalés, pour la première fois, par Tragus, en 1546, dans le *Convolvulus arvensis*; depuis cette époque, ils ont été observés chez un nombre d'espèces de plus en plus considérable, appartenant surtout aux Dicotylédones. Le catalogue de ces espèces a été dressé à plusieurs reprises, particulièrement par Irmisch (2) en 1857 (42 espèces), par Warming (3) en 1877 (87 espèces), enfin par Wittrock (4) en 1883 (132 espèces).

Deux points ont été surtout étudiés au point de vue des bourgeons radicaux, ce sont leur origine et leur disposition sur les racines.

Irmisch, et après lui Beijerinck (5), montrèrent que ces bourgeons sont endogènes et qu'ils sont disposés suivant les mêmes rangées longitudinales que les radicelles; la question a été reprise et définitivement élucidée par M. van Tieghem (6), dans deux mémoires, l'un relatif à la disposition des radicelles et des bourgeons endogènes, l'autre

(1) Van Tieghem, *Disposition des radicelles et des bourgeons dans les racines de Phanérogames* (Annales des Sc. naturelles, 7e série, t. V).

(2) Irmisch, *Botanische Zeitung*, 1857, p. 433.

(3) Warming, *Botanisk Tidskrift*, II, 1877, p. 56.

(4) Wittrock, *Société botanique de Stockholm*, 21 nov. 1883. — *Botanisches Centralblatt*, XVII, 1884.

(5) Beijerinck, *Beobachtungen und Betrachtungen über Wurzelknospen und Nebelwurzeln* (Natuurk. Verhandl. der kon. Akademie der Wetensch., Amsterdam, XXV, 1886).

(6) Van Tieghem, *loc. cit.*

en collaboration avec Douliot (1), sur l'origine des membres endogènes.

Il résulte de ces recherches, que les bourgeons radicaux normaux ont une origine péricyclique ; une ou plusieurs cellules du péricycle, formant un arc continu, se cloisonnent dans tous les sens et produisent un mamelon qui différencie bientôt des émergences, ébauches des premières feuilles ; le bourgeon digère directement l'endoderme et les assises corticales, jusqu'à ce qu'il paraisse au dehors et n'est jamais pourvu de poche digestive, même quand les radicelles de l'espèce considérée en possèdent.

Les bourgeons sont cependant exogènes chez quelques espèces de Linaires (*L. vulgaris*, *L. bipartita*, etc.). Ils se forment alors aux dépens de l'épiderme de la racine mère ; par suite de cette origine, ils sont localisés, non pas sur la racine principale, mais à la base de chaque radicelle sur la courte zone épidermique inférieure à la première cloison tangentielle qui sépare la première calotte de la calyptre (2). Les cellules de l'écorce et du péricycle se cloisonnent ensuite et forment un méristème reliant la nouvelle tige au cylindre central de la racine.

Quant à la disposition des bourgeons radicaux, même lorsque leur origine est exogène, elle se ramène à deux types, comme celle des radicelles.

Si la racine mère a plus de deux faisceaux ligneux, les bourgeons naissent vis-à-vis des pointes de ces faisceaux et, par conséquent, sont disposés en autant de rangées longitudinales qu'il y a de faisceaux ligneux (disposition isostique, *Convolvulus arvensis*). Si la racine mère ne possède que deux faisceaux ligneux, les bourgeons sont disposés suivant quatre rangées correspondant deux à deux à chaque faisceau ligneux ; les deux rangées d'un même faisceau sont

(1) Van Tieghem et Douliot, *Recherches comparatives sur l'origine des membres endogènes dans les plantes vasculaires* (Ann. Sc. nat., 7e série, t. VIII).

(2) Van Tieghem, *Traité de botanique*, p. 714.

disposées symétriquement, par rapport à ce faisceau, et font avec lui un angle de divergence en général assez faible (disposition diplostique, *Alliaria officinalis*). Enfin, dans ce dernier cas, il n'est pas rare de constater la présence de bourgeons doubles, provenant du développement de deux bourgeons au même niveau; si l'angle de divergence est petit, les arcs péricycliques générateurs empiètent l'un sur l'autre et il en résulte un bourgeon double.

Certaines des observations qui font l'objet des divers chapitres de ce travail sont relatives à de véritables régénérations des tiges par les racines; cette étude est donc en partie connexe de celle des organes de remplacement. Sans entrer dans le détail des travaux publiés à ce sujet, je crois devoir rapporter cependant que des résultats présentant des analogies avec certains des miens ont pu être signalés pour des régénérations ayant une origine toute différente, intervenant par exemple à la suite de ravages causés par des insectes ou des froids rigoureux sur les jeunes rameaux de certains arbres (1), ou pour des régénérations d'ordre purement artificiel (2).

La formation des bourgeons adventifs est plus ou moins précoce, suivant les espèces, comme l'a déjà observé Royer (3), et comme j'ai pu le vérifier moi-même dans de nombreux cas. Tantôt ils se forment dès le début de la vie de la plante; ils apparaissent aux premières phases de la germination, sur la racine principale (*Cirsium arvense*) ou à la base de l'axe hypocotylé; d'autres fois on ne les observe guère que sur les radicelles (*Coronilla varia*); enfin ils peuvent n'apparaître que plus tard sur les racines adven-

(1) A. Giard, *Bull. scient.*, t. XVII, p. 131. — Ettingshausen et Krasan, *L'atavisme chez les plantes* (Soc. phys. d'hist. nat. de Genève, 1890, et Revue Scient., XLX, 1890).

(2) Boirivant, *Recherches sur les organes de remplacement chez les plantes* (Ann. sc. nat., 8e série, t. VI).

(3) Royer, *Flore de la Côte-d'Or avec détermination par les parties souterraines*, 1881.

tives lorsqu'il y a des rhizomes (*Geranium sanguineum*) ou sur de vieilles racines (*Aconitum Lycoctomum*).

Une catégorie très nombreuse de plantes à racines bourgeonnantes est formée par des espèces dont les bourgeons restent à l'état de protubérances à la surface des racines et n'évoluent que si, pour une cause quelconque, naturelle ou artificielle, l'individu est menacé de périr faute d'autres bourgeons ; ces plantes sont dites à bourgeons *expectants*. On peut toujours faire évoluer les bourgeons des racines en supprimant tous les autres et, par conséquent, il sera toujours possible de définir les caractères d'une tige d'origine radicale. J'ai consacré à l'étude de quelques-unes de ces espèces le premier chapitre de ce travail.

J'ai réservé un chapitre spécial aux végétaux ligneux ; la structure très différenciée de ces plantes et les conditions si différentes de végétation où se trouvent les drageons et les branches normales d'individus âgés m'ont conduit à la comparaison de ces deux organes et à l'observation de caractères particulièrement constants. Il faut remarquer cependant que les conditions de végétation des tiges d'origine radicale sont très modifiées lorsqu'on les obtient en isolant un fragment de racine portant un bourgeon ; on constitue ainsi une véritable bouture ; c'est là une opération fréquemment employée en horticulture. La jeune tige qui en résulte émet rapidement des racines adventives et acquiert de cette façon une individualité qu'elle ne possède pas lorsqu'elle reste en relation avec l'arbre qui l'a fournie. J'ai donc toujours considéré les rejets en place, dans les conditions naturelles où ils naissent.

Enfin, chez un nombre relativement restreint d'espèces, les bourgeons radicaux à peine formés se développent en tiges feuillées, qui fleurissent et fructifient ; la propriété de leurs racines est donc devenue un mode normal de multiplication et de conservation ; leur étude fait l'objet du dernier chapitre.

La naissance d'une tige sur une racine a pour effet immédiat de modifier la nutrition de cette racine, au moins au voisinage de la tige ; il en résulte des modifications dans la structure de la racine. J'ai signalé, chemin faisant, quelques observations que j'ai pu faire à ce sujet. Comme celles-ci sortent un peu du cadre général de ce travail, je n'ai pas voulu leur consacrer un chapitre particulier ; éparses, elles ne peuvent d'ailleurs servir que comme jalons pour une étude spéciale plus complète.

CHAPITRE PREMIER

PLANTES HERBACÉES A BOURGEONS RADICAUX EXPECTANTS OU ACCIDENTELS

Entre les plantes dont les racines sont absolument incapables, en toute circonstance, de fournir des bourgeons et celles dont la multiplication se fait normalement par les racines, nous devons placer deux catégories de végétaux. Les uns possèdent d'une façon constante des bourgeons sur leurs racines ; mais ceux-ci restent presque toujours à l'état de vie latente, ils n'évoluent pas et forment simplement de petites émergences à la surface des racines, attendant en quelque sorte qu'une circonstance favorable vienne leur permettre de s'allonger en tiges feuillées, comme il arrive par exemple lorsqu'on isole un fragment de racine portant des bourgeons. On dit, pour cette raison, que ces bourgeons sont expectants (*Geranium sanguineum*, *Viola elatior*, *Plantago media*, *Euphorbia silvatica*, *Alliaria officinalis*, etc.).

Les autres ne possèdent pas, en général, de bourgeons radicaux ; dans la nature ils ne s'en trouvent pourvus qu'exceptionnellement ; mais ils peuvent en fournir d'une façon certaine, artificiellement, dans tous les cas où la mutilation de la plante la forcerait à périr, si les racines ne bourgeonnaient adventivement ; nous les appellerons plantes

à bourgeons accidentels (*Bryonia dioica*, *Lychnis dioica*, *Rubus cæsius*).

Ces deux groupes de plantes doivent être rapprochés, parce que les tiges radicales constituent, dans l'un et l'autre cas, comme une régénération de l'individu, n'intervenant qu'en cas de nécessité absolue.

Nous devons remarquer que la plupart des plantes à racines bourgeonnantes sont vivaces ; cette propriété est une condition même de durée pour certaines ; ce sont toutes celles à bourgeons évoluant naturellement. Parmi celles à bourgeons expectants, la plupart sont également vivaces par le moyen de rhizomes ou de souches ; mais si ces organes de conservation viennent à disparaître, les racines peuvent alors, dans certaines limites, assurer la conservation de l'individu (*Geranium sanguineum*, *Euphorbia silvatica*). Quant aux espèces simplement bisannuelles, des fragments de racines restés vivants peuvent, par l'évolution des bourgeons qu'elles portent, en prolonger l'existence au delà de la durée habituelle (*Isatis tinctoria*, *Alliaria officinalis*). Comme il résulte de l'ensemble de mes observations, la tige issue d'un bourgeon radical est, chez les plantes à bourgeons expectants, sensiblement équivalente à la tige primordiale d'une germination ; une pareille tige, véritable régénération, est donc capable, théoriquement, de fournir une deuxième phase complète de végétation ; cependant ces tiges, par suite de leur origine, sont particulièrement frêles et délicates et peuvent entièrement périr l'année où elles sont nées, sans avoir fleuri et sans laisser aucun organe de conservation.

Enfin, nous pouvons diviser les plantes dont nous nous occuperons dans ce chapitre en deux catégories, suivant le mode d'apparition des bourgeons. Chez la plupart, les bourgeons naissent à la surface des racines, groupés régulièrement en disposition isostique ou diplostique, suivant le nombre des faisceaux ligneux (*Geranium sanguineum*, *Reseda lutea*, *Lychnis dioica*) ; chez les autres (et ce sont

toutes des plantes à bourgeons accidentels), les bourgeons radicaux se forment sur l'aire de la section comme il arrive chez beaucoup de végétaux ligneux ; ce cas se rencontre surtout lorsque les racines sont tuberculeuses ou très charnues (*Pimpinella magna*, *Bryonia dioica*).

1. Geranium sanguineum.

A. — Morphologie externe.

Le *Geranium sanguineum*, tel qu'on le rencontre habituellement, présente des tiges droites et vigoureuses, rougeâtres et velues, d'une hauteur de 2 à 3 décimètres, très ramifiées, portant des feuilles opposées à stipules membraneuses (Pl. I, fig. 1) ; la tige est enterrée à sa base, elle émerge du sol par une région épaisse et subérifiée. Les feuilles sont très découpées, formées de sept lobes principaux, profondément divisés eux-mêmes ; le pétiole est très velu, ainsi que la face inférieure du limbe ; la face supérieure l'est moins si l'on en excepte les bords. Ces tiges tirent leur origine de rhizomes. Ceux-ci émettent des racines adventives de forme assez caractéristique ; elles sont légèrement étranglées à leur naissance, puis se renflent en une région très charnue et se terminent par une transition brusque en une région filiforme beaucoup plus longue que la partie renflée. La base de la racine produit normalement de nombreux bourgeons adventifs, rares au contraire au commencement de la région filiforme et disparaissant un peu plus loin.

Les bourgeons sont disposés suivant la règle diplostique en quatre rangées, car la racine ne possède que deux faisceaux ligneux. A peine ont-ils percé l'écorce que leur développement s'arrête ; ils forment alors simplement de petites saillies à la surface des racines.

Ayant observé ces bourgeons, j'examinai un grand nombre de pieds, dans le jardin du laboratoire de Biologie

végétale à Fontainebleau, avec l'espoir de trouver quelques tiges feuillées d'origine radicale ; mes recherches, pendant l'été de 1899, furent vaines. L'année suivante, je remarquai, au milieu du terrain que j'avais fouillé précédemment, un certain nombre de tiges d'aspect caractéristique, à feuilles alternes, présentant une grande analogie avec les tiges issues de germination que je possédais en abondance à cette époque. Je recherchai alors l'origine de ces tiges et je m'aperçus qu'elles provenaient toutes de racines charnues, isolées, identiques aux racines adventives des rhizomes. Dans mes recherches de l'année précédente, j'avais mutilé un certain nombre de plantes, isolant, sans intention, tantôt une racine, tantôt un menu fragment de rhizome portant une racine ; j'avais donc formé de véritables boutures de racines qui m'avaient fourni les pousses à feuilles alternes. Je pus recueillir une trentaine de ces tiges parmi lesquelles trois ou quatre au plus avaient les feuilles alternes à la base et opposées aux nœuds supérieurs ; toutes les autres avaient des feuilles alternes sur toute leur longueur (Pl. 1, fig. 2).

Je me suis alors demandé si de pareilles pousses se produisent naturellement, et, comme cette plante croît en abondance dans la forêt de Fontainebleau, j'ai pu examiner un nombre considérable de pieds ; je n'ai réussi, malgré cela, à y découvrir une seule tige à feuilles alternes ; de plus, toutes les tiges à feuilles opposées que j'ai déterrées tiraient leur origine de rhizomes. Il est donc légitime de conclure que la disposition oppositifoliée caractérise les rameaux issus des rhizomes, comme la disposition alternifoliée caractérise les tiges d'origine radicale ; de plus, on doit considérer la production de ces dernières, comme un moyen que possède la plante de se régénérer, lorsqu'elle n'a plus à sa disposition de bourgeons normaux.

Pour fixer les caractères des diverses tiges, j'ai donc comparé la tige d'origine radicale d'une part, avec les tiges nées sur les rhizomes, d'autre part, avec la tige primordiale,

c'est-à-dire provenant du développement de la gemmule.

Au point de vue morphologique, la tige née sur une racine est plus grêle et moins longue que la tige issue du rhizome : sa hauteur ne dépasse pas 2 décimètres ; ses entre-nœuds sont plus courts, en moyenne 3 centimètres au lieu de $4^{cm},5$; à chaque nœud la tige change brusquement de direction, s'inclinant en sens inverse de la feuille ; son aspect rappelle assez bien une cyme hélicoïde ; enfin les poils qui couvrent sa surface sont moins abondants et moins fins que chez les pousses aériennes des rhizomes. L'axe principal n'est pas ramifié ; il présente, à la base, une partie souterraine assez épaisse et subérifiée ; les feuilles, à pétiole grêle, présentent sept lobes comme les feuilles normales, mais ces lobes sont moins aigus et moins découpés. Ces tiges sont stériles.

La plante en germination présente au début une racine principale assez grêle, qui fait suite à un axe hypocotylé renflé, surmonté de deux cotylédons bilobés. Le passage de la racine à la tigelle se fait sans transition ménagée de diamètre. Plus tard, l'axe hypocotylé s'allonge sans beaucoup grossir, les cotylédons grandissent, leur forme bilobée s'accentue ; puis la gemmule devient plus visible, commence à s'épanouir ; elle fournit une première feuille à pétiole très allongé, très grêle, généralement à sept lobes entiers arrondis, quelquefois à cinq ; cette première feuille naît presque au même niveau que les cotylédons. Peu à peu, la plante devient plus vigoureuse ; la deuxième feuille se forme longtemps après la première, mais le premier entre-nœud est très court ; les suivants sont au contraire allongés, séparés par des feuilles alternes à sept lobes arrondis, plus ou moins divisés pour les feuilles supérieures. Au bout de la saison, la plante présente au plus sept à huit entre-nœuds assez courts, grêles, à direction variable d'un entre-nœud au suivant et ne dépasse guère 1 décimètre.

En somme, la tige née sur une racine est intermédiaire entre la tige primordiale et celle née de rhizome par sa

taille et ses caractères morphologiques. Elle se rapproche de la première par son port, la longueur de ses entre-nœuds, la disposition des feuilles, le manque de rameaux ; son origine souterraine, la différenciation du limbe de la feuille fournissent des analogies avec la seconde.

Feuilles successives de la plante en germination (fig. 1). — Le cotylédon quoique bilobé possède 5 nervures principales à disposition palmée ; c'est le point de départ d'une subdivision du limbe en 5 lobes réalisée dans les écailles

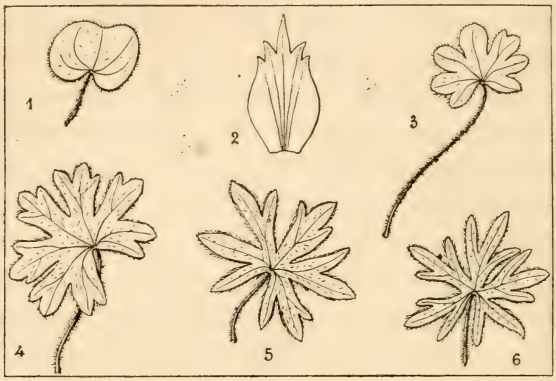


Fig. 1. — *Geranium sanguineum.* — 1, cotylédon ; 2, écaille de rhizome ; 3, feuille primordiale à sept lobes ; 4, feuille la plus évoluée de la tige principale ; 5, feuille d'un rejet de racine ; 6, feuille d'une pousse de rhizome.

des rhizomes, à disposition alterne ; le type à 5 lobes se retrouve quelquefois dans la feuille qui suit les cotylédons ; mais en général celle-ci possède déjà 2 petits lobes supplémentaires nés aux dépens des lobes latéraux inférieurs, et innervés par des rameaux des nervures de ces lobes ; dans les feuilles suivantes de la tige principale, les 2 lobes inférieurs s'individualisent et leurs nervures semblent alors provenir directement de l'épanouissement des faisceaux pétiolaires ; en même temps les 5 lobes de formation primitive commencent eux-mêmes à se subdiviser en lobules ; de sorte que la feuille la plus évoluée de la plante d'un an possède un limbe uniforme découpé en 7 lobes principaux subdivisés eux-mêmes en 3 lobules au maximum ; lobes et

lobules sont arrondis. La feuille rappelle dans son ensemble celle du *Geranium rotundifolium*.

Les feuilles de la pousse radicale présentent en général 7 lobes principaux très aigus, beaucoup plus profondément découpés, subdivisés eux-mêmes en lobules secondaires aigus; mais la subdivision ne porte souvent que sur les lobes du sommet. L'aspect général est plus simple que celui des feuilles des tiges nées sur les rhizomes; celles-ci, à leur maximum de complication, possèdent 7 lobes très profondément découpés, très aigus, tous subdivisés en 3 lobules. Il est d'ailleurs possible de trouver sur les diverses tiges, toutes les transitions entre les types décrits.

B. — Anatomie.

1° *Tiges diverses.* — Chez la tige issue du rhizome, l'écorce est formée de 5 à 6 assises de cellules; les cellules de l'assise hypodermique se distinguent par leur taille un peu plus considérable, leur régularité et l'épaisseur de leurs parois; au-dessous se trouvent 3 à 4 assises de petites cellules, à parois moyennement épaissies, puis enfin l'endoderme bien différencié, à cellules plus grandes, aplaties tangentiellement, légèrement lignifiées.

Le cylindre central est limité extérieurement par un anneau continu de fibres péricycliques, à parois lignifiées, très épaissies, surtout pour les cellules les plus extérieures; on peut alors distinguer dans la paroi des zones d'inégale réfringence. Les faisceaux libéroligneux sont de deux sortes : les plus grands ont un liber très développé, convexe du côté de la moelle, ce sont les faisceaux caulinaires; les plus petits ont un liber moins épais, concave ou plan du côté de la moelle, ce sont les faisceaux foliaires. Le maximum d'épaisseur de la couche péricyclique correspond aux gros faisceaux, et le minimum aux petits; souvent il se forme un bourrelet de fibres faisant saillie vers l'intérieur du liber des faisceaux caulinaires. Ceux-ci présentent

des vaisseaux du bois, beaucoup plus gros que chez les faisceaux foliaires; enfin, on remarque à l'extrémité du bois de tous les faisceaux de petites cellules parenchymateuses assez abondantes représentant la zone périmédullaire; la moelle est formée de cellules grandes à parois minces.

Le nombre normal des faisceaux est de 8 : 4 faisceaux caulinaires alternant avec 4 faisceaux foliaires; mais, à la base de la tige, leur nombre est extrêmement variable, ainsi que leurs dimensions; il peut s'élever à 15 et change d'un entre-nœud au suivant, Les faisceaux caulinaires peuvent être plus de 4; mais il y a surtout des faisceaux foliaires surnuméraires, 2 faisceaux caulinaires pouvant être séparés par 2 ou 3 faisceaux foliaires. La réduction des faisceaux caulinaires au nombre de 4 s'opère très rapidement, mais les faisceaux foliaires surnuméraires persistent dans les entre-nœuds d'ordre plus élevé; ainsi vers le 3ᵉ entre-nœud, il n'y a plus que 4 faisceaux caulinaires, alors qu'on compte encore 6 ou 7 faisceaux foliaires très irréguliers comme taille. Ce n'est que vers le 6ᵉ entre-nœud qu'on trouve la disposition typique des 8 faisceaux alternants et elle demeure dès lors constante.

La tige de la pousse radicale se distingue par un épiderme fortement collenchymateux, un hypoderme à parois tangentielles très épaissies, par la réduction du nombre des assises de l'écorce et leurs plus grandes dimensions.

L'endoderme est assez net; l'anneau de fibres péricycliques est moins épais que dans la tige précédente, et les fibres elles-mêmes ont une paroi plus mince; le liber est nettement collenchymateux. Les faisceaux caulinaires et foliaires se distinguent par les mêmes caractères que tout à l'heure; cependant les deux sortes de faisceaux diffèrent moins par leur taille et par la dimension des vaisseaux qui constituent leur bois; la région des petites cellules périmédullaires est plus réduite, surtout vis-à-vis des faisceaux caulinaires et chaque faisceau montre un endoderme

particulier mieux différencié; enfin la moelle est formée de cellules plus grandes et à parois cellulosiques plus épaisses. Ces caractères peuvent se résumer en disant qu'il y a une diminution des éléments lignifiés et une augmentation des éléments collenchymateux.

Le nombre normal des faisceaux est de 6, 3 faisceaux caulinaires alternant avec 3 faisceaux foliaires; il y a quelquefois à la base de la tige dédoublement de certains faisceaux foliaires, ce qui augmente le nombre total des faisceaux; mais la réduction des éléments supplémentaires s'opère très rapidement; vers le 3e entre-nœud, le nombre des faisceaux est normal et demeure constant à partir de cette région.

La tige principale présente un épiderme à cellules plus grandes, très aplaties; le nombre total des assises de l'écorce est de 3 à 4, inférieur à celui que nous avons trouvé pour les autres tiges; les cellules de ces assises sont relativement grandes et de taille presque égale; l'endoderme est beaucoup moins net que précédemment; le péricycle est encore moins épais, formé d'éléments à parois beaucoup plus minces dans lesquelles on ne distingue plus de zones d'inégale réfringence. Les faisceaux caulinaires ou foliaires sont de taille presque égale (1), possèdent des

(1) L'atténuation de la différence de taille entre les faisceaux caulinaires et foliaires est très caractéristique, comme il ressort des mesures suivantes :

	LONGUEUR du faisceau caulinaire.	LONGUEUR du faisceau foliaire.	DIFFÉRENCE.
Tige née d'un rhizome..... 4e entre-nœud.	308 μ	182 μ	126 μ
Tige née sur racine..... 4e entre-nœud.	280 μ	196 μ	84 μ
Tige principale..... 4e entre-nœud.	140 μ	84 μ	56 μ

vaisseaux du bois de calibres peu différents; les deux sortes de faisceaux se distinguent encore ici par la forme et la dimension de l'îlot libérien; le liber est faiblement collenchymateux, la zone périmédullaire assez abondante; les endodermes partiels des faisceaux sont extrêmement nets.

2° *Pétiole et limbe.* — Les pétioles des feuilles, quelles que soient les tiges qui les portent, possèdent toujours 4 faisceaux libéroligneux au sommet et 3 faisceaux à la base, sauf chez les deux feuilles primordiales où ils conservent 3 faisceaux dans toute leur longueur et chez les cotylédons où ils sont bifasciculés. Alors que dans les pétioles cotylédonaires, les faisceaux se touchent presque par la pointe du bois et qu'on peut facilement distinguer la zone qui correspond au méristème vasculaire, dans les autres pétioles, les faisceaux sont écartés les uns des autres et plongés dans un parenchyme d'apparence homogène quoiqu'il représente d'une part la région corticale, d'autre part une partie du méristème vasculaire. La partie parenchymateuse est plus développée dans les pétioles des feuilles de la tige principale et, en particulier, dans les pétioles des feuilles primordiales.

Au point de vue de la structure du limbe, il y a d'ailleurs peu de différences à signaler entre les feuilles d'origines diverses.

En résumé (1), la tige issue d'une racine rappelle la tige principale par son port, ses feuilles alternes, la disposition des faisceaux; elle s'en distingue par la différenciation du limbe de la feuille, poussée presque aussi loin que chez les tiges issues d'un rhizome. Ces dernières constituent le mode normal de multiplication de la plante et se distinguent par une structure plus compliquée, une différenciation plus profonde des tissus; elles sont caractérisées par leurs feuilles opposées, leurs entre-nœuds allongés, la présence

(1) Ces résultats ont déjà été consignés dans une note présentée à l'Académie des sciences. — Marcel Dubard, *Sur le polymorphisme des tiges chez une même espèce* (C. R. A. S., 26 nov. 1900).

de nombreux faisceaux à la base se réduisant à 8 pour les entre-nœuds supérieurs.

2. Reseda lutea.

Cette espèce vivace présente presque toujours sur la racine principale et les radicelles des bourgeons adventifs qui restent en général expectants ; le sectionnement de la tige les fait rapidement évoluer en tiges feuillées à n'importe quelle époque de la saison de végétation. Ces tiges sont glabres, grêles, à entre-nœuds allongés, sans ramifications. Les feuilles, par leur forme, offrent toutes les transitions entre des feuilles entières et les feuilles les plus compliquées de cette espèce, pinnatifides d'abord, ensuite plurilobées ; celles de la base sont entières, glabres comme les feuilles primordiales, mais beaucoup plus allongées qu'elles ; les suivantes ont un limbe plus ou moins découpé, puis les lobes s'accusent, mais demeurent toujours plus arrondis que dans les feuilles normales ; il n'y a pas à proprement parler de pétiole, le limbe étant décurrent, souvent même par une zone assez large jusqu'à l'insertion de la feuille. En somme, les feuilles du rejet de la racine sont encore ici vraiment intermédiaires entre les feuilles de la tige primordiale et celles des tiges florifères.

Les caractères anatomiques rapprochent aussi le rejet de la tige issue de graine et l'éloignent de la tige florifère. Les différences les plus saillantes que présente une tige d'origine radicale, par rapport à une tige florifère consistent dans le développement plus considérable de l'écorce, la réduction de la zone externe chlorophyllienne de ce tissu, les plus grandes dimensions des cellules de la zone interne, la faible différenciation de l'endoderme et du péricycle.

Les formations primaires libéroligneuses sont très minimes, le bois primaire se réduit à quelques vaisseaux, répartis un peu partout autour de la moelle, sans dessiner à proprement parler de faisceaux nets, à pointe saillante ;

la zone périmédullaire est peu considérable. Par contre l'assise génératrice fonctionne de bonne heure, mais la différenciation des tissus conducteurs secondaires ne suit que de loin l'apparition des cloisonnements; les vaisseaux seuls sont lignifiés dans le bois secondaire; enfin la moelle est réduite.

3. Viola elatior.

La plante d'un an provenant de germination présente une tige d'environ 2 décimètres, dressée; cette tige est creusée le long de chaque entre-nœud d'une dépression correspondant à l'insertion de la feuille du nœud inférieur et se continuant entre deux nœuds consécutifs; d'un entre-nœud au suivant les cannelures alternent suivant la disposition des feuilles; les entre-nœuds basilaires sont très courts; ils portent des feuilles de forme générale arrondie, en cœur à la base, finement crénelées; à mesure qu'on s'élève le long de la tige, le limbe s'allonge et se termine en pointe plus accusée; les nervures sont de plus en plus saillantes sur la face inférieure, le pétiole de plus en plus long; les stipules des premières feuilles sont petites, leur taille s'accroît pour les suivantes et elles atteignent en définitive la moitié de la longueur du pétiole. Les bourgeons axillaires inférieurs se développent de bonne heure, donnant des rameaux courts portant des bouquets de petites feuilles; la racine est grêle, très chevelue; des bourgeons adventifs se forment sur la région basilaire et aussi parfois sur les plus grosses radicelles: ils n'évoluent que par sectionnement total de la tige et donnent naissance soit l'année même, soit la suivante, à de petites tiges de 6 à 7 centimètres, courtes, arrondies, portant de petites feuilles se rapprochant beaucoup des feuilles primordiales, dépourvues de stipules et subissant le long de la tige une évolution de forme plus lente que sur la tige principale.

Au point de vue anatomique, signalons chez le rejet de racine, la forme arrondie des coupes, l'abréviation des for-

mations primaires, la précocité des formations secondaires et leur abondance, la réduction de la moelle, l'exagération de l'écorce. Ces caractères sont plus accusés par rapport à la tige primordiale que dans les espèces précédentes.

4. Brassica oleracea.

Quoique cette plante soit bisannuelle, elle présente assez souvent des bourgeons, dès la première année, sur la racine principale; ceux-ci, en général, n'évoluent pas; pour les forcer à se développer, j'ai opéré le sectionnement de la tige, en me servant de jeunes plantes âgées de deux mois. La tige est encore à ce moment peu développée, mais la racine est déjà très robuste; elle fournit alors des amas serrés de bourgeons radicaux qui évoluent immédiatement en tiges feuillées; celles-ci poussent étiolées puisqu'elles se forment à une certaine profondeur dans le sol; leur végétation est précaire et dure peu, car elles commencent à périr dès qu'elles atteignent la surface. L'abondance des tiges qui se développent en une même région est certes pour quelque chose dans leur fragilité, mais il est, d'outre part, bien difficile de supprimer des bourgeons adventifs pour n'en favoriser qu'un petit nombre. L'époque du sectionnement ne paraît pas indifférente à la réussite de l'opération, car des expériences tentées sur des individus plus âgés n'ont fourni d'autre résultat que de faire pourrir les racines sans qu'elles aient donné de pousses. Les jeunes rejets présentent naturellement tous les caractères de plantes étiolées, puisqu'ils se développent à l'abri de la lumière ; la tige est épaisse, cassante, les feuilles ont un pétiole allongé, un limbe réduit; elles naissent sur la tige d'une façon très irrégulière, tantôt isolément, tantôt par deux ou trois au même niveau.

Au point de vue anatomique, j'ai comparé les rejets à des tiges de même âge issues de germination ; ils se distinguent par une écorce relativement plus épaisse, la moindre diffé-

renciation et lignification des éléments de soutien : péricycle, zone périphérique de la moelle. L'assise génératrice libéroligneuse est précoce et donne rapidement une couche épaisse de méristème secondaire ; la différenciation des tissus est au contraire tardive et se produit d'abord à l'endroit des faisceaux primaires.

La disposition des faisceaux à la caractéristique (1) mérite d'être signalée. Chez la feuille de la tige primordiale on trouve 3 gros faisceaux et 2 petits fascicules latéraux. Les gros faisceaux sont formés chacun de 3 à 4 fascicules disposés suivant les branches d'un **U** ; la région externe des fascicules composants est très collenchymateuse ; les pointes du bois plongent dans un tissu également collenchymateux (Pl. III, fig. 33) ; chez la feuille du rejet, il y a 5 faisceaux principaux et 2 petits accessoires ; chaque gros faisceau n'est formé que 2 fascicules ayant leur bois en regard ; le collenchyme dorsal est beaucoup moins épais ; l'interne n'existe plus (Pl. III, fig. 32).

5. Isatis tinctoria.

En ce qui concerne le développement des bourgeons radicaux, cette espèce bisannuelle est très comparable à la précédente ; souvent, dès la première année, apparaissent sur le tiers supérieur de la racine principale des bourgeons en touffes serrées qui demeurent presque toujours expectants. L'opération du sectionnement a pour effet de les faire évoluer et même d'en provoquer la formation s'ils n'existaient auparavant ; elle réussit même lorsqu'elle est faite tardivement, ce qui, nous l'avons vu, n'avait pas toujours lieu avec le Chou.

Les tiges d'origine radicale comprimées les unes contre

(1) Je désigne par *caractéristique* la coupe pratiquée dans le pétiole immédiatement au-dessous du limbe. Ce terme a été employé par M. Petit, dans sa thèse de doctorat, *Le pétiole des Dicotylédones au point de vue de l'anatomie comparée et de la taxinomie*, 1887.

les autres se nuisent réciproquement et n'ont qu'une végétation précaire; leur longueur est à peu près réglée par la profondeur à laquelle elles naissent et je n'en ai guère obtenu dépassant 10 centimètres. Assez grêles à leur sortie de la racine, leur diamètre augmente rapidement; leur partie basilaire est généralement plus ou moins contournée et porte de véritables écailles. Les pousses viennent s'épanouir à la surface du sol en une rosette de 5 à 6 feuilles bien développées. Celles-ci sont glabres comme les feuilles primordiales; elles ont un limbe plus allongé, un pétiole plus aplati.

Au point de vue anatomique, j'ai comparé ces rejets avec des tiges de même âge provenant de germination; les différences sont les mêmes que chez le Chou. Pour les rejets : écorce plus épaisse, moelle réduite; absence presque complète de fibres péricycliques, pointes du bois primaire peu saillantes, méristème secondaire libéroligneux précoce, épais, mais à différenciation tardive, moelle non lignifiée.

Quant au pétiole des feuilles, il se distingue surtout par un morcellement des éléments vasculaires en des faisceaux plus nombreux et plus petits.

6. Alliaria officinalis.

Sous notre climat, l'Alliaire est d'une façon presque absolue une plante bisannuelle. Les graines lèvent au printemps, rarement à l'automne ; la première année la tige principale reste très courte ; la gemmule différencie seulement un bouquet de grandes feuilles cordiformes, découpées sur les bords de grosses dents arrondies; les bourgeons axillaires ne se développent pas; toutes les matières élaborées par les feuilles sont donc mises en réserve dans la racine principale qui, pour cette raison, devient assez charnue : c'est surtout dans l'écorce que se dépose l'amidon de réserve, mais on en trouve aussi dans le parenchyme ligneux. On n'observe pas en général de bourgeons radicaux la pre-

mière année; cependant en sectionnant la tige assez tard pour que la racine ait déjà accumulé suffisamment de matériaux, on voit apparaître des bourgeons de remplacement; leur évolution est forcément très limitée, puisqu'on ne peut pratiquer l'opération que tardivement.

De bonne heure, l'année suivante, la végétation reprend; les pousses de deuxième année sont déjà grandes et les fleurs formées, à l'époque où germent les graines. La tige principale, provenant de la gemmule, restée très courte la première année, s'accroît très rapidement dès le début et fournit sur toute sa longueur des feuilles plus petites que les précédentes, mais de forme plus évoluée, à denticulations aiguës, terminées en pointe, au lieu d'avoir une forme générale arrondie; l'inflorescence apparaît bientôt et la plante achève son développement par croissance intercalaire. Cette végétation très active épuise rapidement les réserves des racines. C'est peu après l'apparition des premières feuilles que percent les bourgeons radicaux; gros et peu différenciés, ils restent normalement expectants.

Si, pour une raison quelconque, le bourgeon terminal a été détruit pendant la première année, la plupart des bourgeons axillaires des feuilles qu'il avait fournies se développent et la plante devient une véritable touffe de tiges, beaucoup moins vigoureuses que lorsqu'il n'y a qu'une tige unique; dans ce cas, assez fréquemment, l'activité de la racine augmente et quelques bourgeons radicaux peuvent évoluer donnant un bouquet de petites feuilles arrondies, cordiformes, semblables aux feuilles primordiales, mais de taille très inférieure. Enfin on obtient le maximum de développement des bourgeons radicaux en supprimant toute la tige dès le début de la deuxième période de végétation, avant que la croissance des organes normaux ait épuisé les racines. Cependant la vigueur des bourgeons de remplacement est encore très relative; ils fournissent de petites pousses qu'on peut considérer comme

une réduction des plantes de première année, mais qui n'ont pas l'activité nécessaire pour reconstituer des réserves et fleurir l'année suivante. Elles disparaissent pendant l'hiver, les racines pourrissent et l'individu est détruit définitivement. Si l'on opère trop tard le sectionnement des tiges, par exemple au commencement d'avril, les racines sont déjà trop épuisées pour que leurs bourgeons évoluent.

Enfin la plante ayant parcouru un développement normal et mûri ses graines, il peut arriver que des radicelles dont les réserves sont suffisantes fournissent encore quelque rejet la troisième année, prolongeant ainsi, mais d'une façon très précaire, la vie de la plante.

7. Pimpinella magna.

Les racines de cette plante ne donnent pas normalement de bourgeons; cependant, si l'on vient à supprimer complètement la tige, en coupant la racine au-dessous du collet, il ne tarde pas à apparaître bientôt sur la section un ou plusieurs bourgeons de remplacement. Les bourgeons sont donc accidentels, ils ne se forment que par nécessité et doivent par suite évoluer immédiatement pour prolonger l'existence de la plante.

Voici dans quelles conditions j'ai réalisé cette expérience : de jeunes plants provenant de semis sont obtenus au printemps de façon qu'ils puissent se développer pendant tout le cours de la saison; à la fin de celle-ci, je choisis trois pieds aussi comparables que possible; l'un est conservé dans l'alcool comme terme de comparaison, le second, opéré comme je l'ai indiqué plus haut, le troisième laissé intact. Pendant l'hiver, les feuilles de celui-ci se flétrissent, mais le bourgeon terminal, qui s'est à peine développé pendant la première année, passe à l'état de vie latente, et au printemps suivant, pousse de nouvelles feuilles; d'autre part la plante opérée a, sur l'aire de la section, donné deux bourgeons qui différencient bientôt leurs feuilles.

Il y a analogie complète entre les feuilles fournies par un bourgeon de remplacement et par la tige primordiale; les feuilles de seconde année sont au contraire d'une forme plus compliquée.

La première année on trouve, à la base de la tige, de petites feuilles de forme générale arrondie présentant une subdivision peu accentuée en trois lobes; chacun d'eux est de nouveau divisé par d'assez larges denticulations terminées en pointe aiguë; dans les feuilles suivantes, la lobation s'accentue et finit par atteindre la nervure principale; on passe donc à une feuille composée de trois folioles, la terminale s'écartant de plus en plus des deux autres (fig. 2).

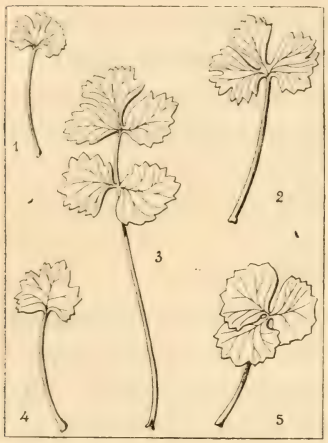


Fig. 2. — *Pimpinella magna*. — 1, feuille primordiale; 2, feuille de la plante d'un an issue de graine; 3, feuille de deuxième année; 4, feuille de la base de la pousse radicale; 5, feuille normale de la pousse radicale.

La deuxième année, les premières feuilles qui se différencient sont à peu près du type précédent à trois folioles, mais la foliole terminale devient nettement trilobée, puis, la découpure s'accentuant, cette foliole se décompose elle-même en trois autres; le type normal des feuilles de la deuxième année est donc fourni par ces feuilles à cinq folioles.

Au contraire, les bourgeons de remplacement fournissent d'abord des feuilles presque entières, puis des feuilles à lobes plus profonds, puis des feuilles trifoliolées, sans cependant atteindre à la différenciation maxima de la plante de première année; d'ailleurs les bourgeons sont restés beaucoup plus chétifs que la gemmule; le nombre des feuilles développées est sensiblement le même, mais les pétioles sont beaucoup plus grêles, plus courts, les limbes sont moins grands, moins épais, et moins découpés.

Toutes les feuilles unifoliolées présentent trois faisceaux libéroligneux à la caractéristique ; il en est de même des feuilles trifoliolées de la plantule d'un an ; les feuilles à trois folioles du rejet ont trois faisceaux principaux, possédant, comme les précédents, chacun un canal sécréteur dorsal, plus deux fascicules sans canal sécréteur ; les feuilles à cinq folioles de deuxième année présentent cinq faisceaux avec canaux sécréteurs correspondants.

8. Bryonia dioica.

Cette espèce ne présente que des bourgeons accidentels ; ils se forment comme ceux de *Pimpinella magna* sur l'aire de la section et jamais à la surface des racines. La racine principale est pivotante et se renfle très rapidement ; trois mois environ après le début de la germination, les réserves accumulées sont déjà suffisantes pour rendre possible la production de tiges adventives de remplacement après sectionnement. Si l'opération est trop précoce cependant, elle n'a d'autre résultat que de faire périr la plante ; d'autre part, si on la pratique à la fin de la première période de végétation, alors que toutes les réserves sont constituées, les tiges de remplacement n'apparaissent qu'au printemps suivant et sont dans ce cas plus vigoureuses ; l'opération réussit alors dans des conditions mêmes désavantageuses, par exemple après extraction et repiquage de la racine.

On obtient en général plusieurs bourgeons de remplacement, en nombre variable suivant l'aire de la section transversale de la racine ; presque toujours l'un d'eux prend la prédominance sur les autres et acquiert seul un certain développement.

Étant données la grande surface de la section de la racine et la multiplicité des tiges radicales, chaque tige n'est en relation qu'avec une faible partie des éléments vasculaires de la racine, tandis que chez la tige issue de germination le système conducteur est en continuité avec

celui de la racine tout entier. Aussi les rejets présentent-ils une différenciation très inférieure. Au point de vue morphologique, leur tige est grêle, peu velue, point ramifiée alors que la tige primordiale présente des rameaux à plusieurs de ses nœuds basilaires ; les feuilles se distinguent, par un pétiole plus long, un limbe plus mince, à nervures beaucoup moins saillantes, lobes peu accusés, poils rares ; si la forme des premières feuilles est la même que celle des feuilles primordiales, leur évolution morphologique le long de la tige est beaucoup plus lente que sur la tige née de germination.

Au point de vue anatomique la tige d'origine radicale marque son infériorité par les proportions des divers tissus ; l'écorce est plus épaisse, le cylindre central réduit ; par les dimensions plus considérables des cellules épidermiques, corticales et médullaires ; par la réduction du collenchyme et surtout du sclérenchyme péricyclique ; celui-ci se compose de quelques groupes espacés de deux à trois cellulles chacun, alors que chez la tige de germination il forme un anneau continu ; enfin les faisceaux vasculaires sont moins nombreux et se distinguent par deux caractères très nets : 1° le bois est excessivement réduit et comprend dans chaque faisceau de deux à quatre petits vaisseaux, au lieu que chez la tige primordiale ces éléments sont beaucoup plus nombreux et en moyenne de diamètre beaucoup plus grand ; 2° les faisceaux, qui, chez cette espèce, sont bicollatéraux, ont un liber supplémentaire très réduit ; ils sont donc asymétriques tandis que chez la tige primordiale ils sont à peu près symétriques, le liber normal étant à peu près équivalent au liber interne (Pl. IV, fig. 3 et 4).

9. Pulmonaria angustifolia.

Je considère cette espèce comme donnant des bourgeons radicaux accidentels ; jusqu'à présent cette propriété des racines n'avait pas été signalée chez cette plante. M. Jodin,

au cours d'une étude d'ensemble sur les Borraginées, ayant eu l'occasion de déterrer un grand nombre de pieds de Pulmonaires, en a rencontré quelques-uns dont les racines portaient des bourgeons évolués ; ces premières observations nous ayant donné l'idée d'isoler des fragments de racines, nous avons pu faire apparaître et développer sur eux des bourgeons à volonté. Ce cas se rapproche donc beaucoup de celui du *Geranium sanguineum* : comme dans cette espèce, la multiplication normale a lieu par rhizome et les tiges d'origine radicale ne se développent qu'en cas de nécessité. Cependant la formation des bourgeons expectants a lieu d'une façon constante chez le Géranium, tandis que les observations très rares de bourgeons chez la Pulmonaire permettent de croire que ces bourgeons y sont accidentels, d'autant plus qu'ils ont toujours été trouvés en période de développement, jamais à l'état expectant. Ils se seraient donc formés par suite de conditions spéciales, défavorables à la végétation normale du rhizome.

Les pousses radicales se forment vers la fin de l'été ou au commencement de l'automne ; elles périssent probablement l'hiver, car nous n'avons pu rencontrer au printemps de pieds fleuris ayant cette origine. Elles se reconnaissent facilement, car elles sont beaucoup plus grêles que les pousses des rhizomes et présentent un moins grand nombre de feuilles ; celles-ci sont plus petites que les feuilles normales, moins larges, assez longuement pétiolées ; la racine se détruit d'abord dans la région antérieure par rapport au rejet, puis quelques racines adventives se forment à la base de la tige et, la racine mère continuant à se détruire, la pousse se trouve assez rapidement isolée (Pl. I, fig. 6).

10. Rubus cæsius.

Les rejets de racines se rencontrent très rarement chez cette espèce ; aussi je pense qu'il faut y considérer les bourgeons radicaux comme accidentels, puisqu'en outre ils

ne se forment que dans des circonstances où leur évolution paraît nécessaire.

Au point de vue du développement et de l'aspect extérieur, il y a une grande analogie entre ces rejets radicaux et les plantes provenant de germination. Des tiges de même âge ont à peu près la même taille et le même nombre de feuilles alors que les pousses issues des souches grandissent beaucoup plus vite et acquièrent une longueur sept à huit fois plus considérable. La tige radicale porte à la base de deux à quatre grandes feuilles simples très comparables aux feuilles primordiales qui suivent les cotylédons. Elles sont incisées-dentées sur toute leur périphérie ; seulement deux crénelures plus profondes esquissent déjà la forme à trois folioles des feuilles définitives. Ensuite apparaissent les premières feuilles composées, tandis que sur les pousses des souches, les feuilles sont composées dès la base. La transition des feuilles simples aux feuilles composées est d'ailleurs plus progressive sur la tige issue de la germination que sur celle d'origine radicale, la lobation s'accentuant de plus en plus jusqu'à atteindre la nervure principale.

Chez la plante née d'une graine, les pétioles des feuilles sont plus gros et plus courts, il en est de même des entre-nœuds ; tige et pétioles sont aussi plus velus et portent des aiguillons plus vigoureux ; enfin le caractère distinctif le plus saillant provient du développement très précoce des bourgeons axillaires, alors que l'activité de la plante se réduit presque uniquement, chez le rejet de racine, à l'axe principal, pour ces différentes raisons, ce dernier se présente donc avec un aspect général plus grêle que la plante de germination.

Au point de vue anatomique, il y a encore de grandes analogies entre ces deux sortes de tiges et des différences très sensibles avec les rejets des souches. Ce sont d'abord l'épaisseur plus considérable de l'écorce et la réduction de la moelle qui rapprochent la tige née de racine, de celle née

de la gemmule et les éloignent des tiges issues de souches. Chez les premières tiges, l'épiderme est doublé de deux à trois assises collenchymateuses, puis viennent ensuite des cellules beaucoup plus grandes à parois minces dont la dernière assise peu régulière est l'endoderme ; après nous trouvons la région externe du péricycle dans laquelle naît l'assise subérophellodermique, puis viennent des fibres péricycliques formant un anneau peu épais (un à trois rangs de cellules), discontinu ; entre les différents arcs scléreux sont des cellules plus larges, à parois minces, plus ou moins faiblement sclérifiées, correspondant aux rayons médullaires. Le liège péricyclique est d'ailleurs plus précoce chez la tige primordiale.

Chez une tige issue de souche, l'écorce est réduite à quatre assises de cellules en moyenne, aplaties tangentiellement, collenchymateuses ; l'endoderme, dont les cellules sont plus grandes que celles des assises voisines devient par cela même beaucoup plus net ; les cellules intercalaires placées entre les arcs fibreux du péricycle sont toujours très fortement lignifiées, bourrées de grains d'amidon.

Il n'y a pas de disproportion sensible entre le développement du liber et du bois chez les diverses tiges ; seulement chez la tige primordiale et la tige issue de racine, les rayons médullaires sont plus larges et, dans le bois, les vaisseaux seuls sont lignifiés. Chez les rejets des souches, les rayons médullaires renferment d'abondantes réserves d'amidon et tout le bois primaire et secondaire est lignifié ; cette lignification s'étend à la zone périmédullaire très riche également en amidon et à la moelle renfermant deux sortes d'éléments : de petites cellules riches en amidon autour desquelles rayonnent de grandes cellules. Chez les autres tiges, au contraire, la différenciation médullaire est poussée moins avant et les réserves amylacées sont moins abondantes.

Pour la feuille, le type simple présente à la caractéristique trois faisceaux, un gros médian et deux très petits latéro-

supérieurs : ces faisceaux ne possèdent pas d'arcs de sclérenchyme dorsal, mais tout au plus quelques cellules sclérifiées isolées bordant le liber ; ils sont plongés au milieu d'un parenchyme sensiblement homogène ; seules les deux assises situées au-dessous de l'épiderme sont collenchymateuses. La feuille à trois folioles de la tige primordiale possède encore trois faisceaux ; mais les latéraux y prennent plus d'importance et ont une tendance au dédoublement ; tous sont bordés extérieurement par un arc de sclérenchyme bien marqué ; le parenchyme général commence à se différencier en deux sortes d'éléments, comme nous l'avons observé chez la moelle ; dans la feuille trifoliolée de la tige radicale, le sclérenchyme des faisceaux est moins abondant et la différenciation générale inférieure.

Enfin les feuilles normales présentent à la caractéristique cinq faisceaux, une lignification presque complète s'étendant même au parenchyme qui se trouve différencié nettement en deux sortes d'éléments comme la moelle.

L'exemple du *Rubus* est intéressant en ce qu'il forme une transition naturelle entre les plantes herbacées et les végétaux ligneux que nous étudierons dans le chapitre suivant ; mais il se rapproche plus des premières ; en effet, si nous anticipons sur la suite de cette étude nous pouvons faire les remarques suivantes. Le rejet de racine, chez le *Rubus*, présente des caractères absolument généraux chez les tiges d'origine radicale qui ne constituent qu'un mode peu normal de multiplication ; c'est le cas de tous les rejets des arbres ; par exemple, les feuilles présentent un retour vers une forme simplifiée, les bourgeons axillaires sont rudimentaires ou au moins n'évoluent pas ; l'épaisseur de l'écorce est plus considérable, le diamètre du cylindre central plus réduit.

Mais certains caractères spéciaux, très nets chez les arbres, font ici défaut : c'est, par exemple, la réduction du liber par rapport au bois et l'écart qui sépare la différen-

ciation morphologique du bois secondaire de sa lignification. La croissance des rejets de racines de *Rubus* étant en somme assez lente, les tissus acquièrent, à mesure qu'ils se forment, leur différenciation complète.

RÉSUMÉ ET CONCLUSIONS

Il serait facile de multiplier ces exemples, car les plantes à bourgeons radicaux expectants sont relativement nombreuses. J'ai pu observer et étudier plusieurs autres espèces (*Plantago media*, *Aquilegia vulgaris*, *Lychnis dioica*, *Lactuca perennis*, etc.) qui rentrent dans les types que j'ai décrits. Si l'on tient compte des variations inhérentes à la plus ou moins grande malléabilité des espèces, quelques faits généraux se dégagent de l'étude précédente et permettent de caractériser les rejets de cette première catégorie de plantes.

Le bourgeon radical, lorsqu'il est placé dans des conditions telles que son évolution soit nécessaire à la conservation de l'individu, se développe en tige feuillée ; la pousse qui en résulte se rapproche beaucoup par l'ensemble de ses caractères de la tige primordiale ; elle est, si l'on veut, en régression sur la tige qu'elle remplace.

Si la plante germant ne développe la première année qu'une rosette de feuilles, il en sera de même pour la pousse radicale, la tige se réduira à des entre-nœuds très courts (*Pimpinella magna*, *Alliaria officinalis*). Si elle présente, au contraire, des entre-nœuds développés, la pousse radicale possédera également une tige développée (*Geranium sanguineum*, *Rubus cæsius*). Seulement, la tige radicale est toujours plus grêle, plus chétive, que celle provenant de germination et, dans bien des cas, elle ne constitue qu'une régénération très éphémère, incapable de résister d'une année à l'autre en constituant des réserves et fournissant de nouveaux bourgeons.

La disposition des feuilles est, en général, la même sur les diverses tiges d'une même plante, mais dans le cas

spécial où la tige primordiale se comporte autrement que les tiges nées sur rhizomes, il en est de même pour les tiges nées sur racines. Ce fait est particulièrement net chez le *Geranium sanguineum*, où les feuilles sont opposées sur les tiges issues des rhizomes, tandis qu'elles sont alternes sur la tige principale et sur les rejets de racines.

La différenciation morphologique de la feuille subit toujours une simplification sur la tige d'origine radicale; cette simplification peut ramener la feuille à une forme comparable à celle des feuilles dites primordiales et alors on peut suivre le long de cette tige toute l'évolution de la feuille, (*Reseda lutea*, *Rubus cæsius*), mais la plupart du temps les feuilles des rejets de racines sont simplement intermédiaires entre les primordiales et les feuilles définitives (*Geranium sanguineum*).

Par contre, l'absence de ramifications, si générale chez les tiges issues de racines, est un caractère qui les distingue, dans beaucoup de cas, des tiges primordiales, dont les bourgeons axillaires inférieurs offrent presque toujours une évolution précoce.

Au point de vue anatomique, les rejets radicaux présentent une différenciation très inférieure aux tiges issues de souches ou de rhizomes et même la plupart du temps aux plants de germination.

L'augmentation relative de l'épaisseur du tissu cortical et la réduction de la région médullaire sont des caractères constants. L'écorce, quoique plus épaisse, contient sensiblement le même nombre d'assises que dans les autres tiges; mais le collenchyme est moins différencié et moins abondant; les cellules du parenchyme sont grandes, à parois minces, et moins distinctes de celles de l'endoderme; il en résulte que l'endoderme semble toujours moins net puisque ses cellules tranchent moins sur le tissu voisin.

Le péricycle est beaucoup moins lignifié que sur les autres tiges, il l'est même moins que sur la tige primordiale; alors que normalement il est formé d'un épais anneau de

sclérenchyme, il peut ne présenter que quelques cellules sclérifiées isolées (*Brassica oleracea*, *Bryonia dioica*).

Chez les espèces qui présentent des formations libéro-ligneuses secondaires, les formations primaires de la tige issue de racine sont extrêmement réduites ; le bois des faisceaux est formé seulement de quelques vaisseaux ; l'assise génératrice entre en fonctionnement de bonne heure, mais la différenciation du méristème qu'elle fournit est très lente. Ceci peut se traduire en disant qu'il y a abréviation du développement, très grande activité des méristèmes, au détriment du perfectionnement de la structure.

Lorsque la structure primaire est définitive (*G. sanguineum*), la différence entre les faisceaux caulinaires et les faisceaux foliaires s'atténue chez les tiges d'origine radicale. Dans ce cas, la disposition des faisceaux varie peu le long de la tige et subit, par rapport à celle qu'on observe chez les tiges nées de rhizomes, une simplification presque aussi complète que chez la tige primordiale.

La zone périmédullaire est très réduite, il en est de même du liber interne chez les espèces qui en possèdent (*Bryonia dioica*). La moelle est moins différenciée (*Rubus cæsius*) et généralement non lignifiée lorsqu'elle le devient chez les tiges normales. La réduction des tissus ligneux est d'ailleurs absolument générale et, par exemple, lorsque tout le bois primaire est lignifié chez la tige normale, les vaisseaux seuls le sont chez le rejet de racine.

Au point de vue de la feuille, on peut dire qu'il y a presque toujours simplification dans le système vasculaire du pétiole qui se rapproche du type des feuilles primordiales ; cependant, parfois certains faisceaux peuvent être morcelés par suite de l'aplatissement du pétiole (*Brassica oleracea*). La réduction du sclérenchyme et l'abondance du parenchyme général sont encore des caractères constants. Signalons enfin l'épaisseur moindre du limbe, d'où il résulte que les nervures sont souvent plus saillantes du côté de la face infé-

rieure, et la réduction plus ou moins considérable du tissu assimilateur.

En somme, le développement d'un bourgeon radical rappelle, par l'ensemble de tous ses caractères, le développement de la gemmule.

CHAPITRE II

PLANTES LIGNEUSES A REJETS SOUTERRAINS

ORIGINE DES REJETS. — COMPARABILITÉ DES REJETS AVEC LES BRANCHES.

La plupart de nos essences forestières produisent en abondance des rejets. Ces rejets se forment, suivant les espèces, soit quand l'arbre est en pleine vigueur, soit lorsque sa vitalité diminue, soit seulement après section du tronc au ras du sol. Cette propriété de régénération des tiges est d'une grande importance dans l'exploitation des forêts.

L'origine des rejets est très variable suivant les espèces et parfois chez la même espèce. Dans beaucoup de cas, les rejets sont issus des racines, en particulier chez les Peupliers, l'Orme, le Robinier, le Chêne Tauzin, etc.; mais ils peuvent avoir d'autres origines : ils sont fournis par les bourgeons dormants des souches chez le Chêne pédonculé ; ils émergent en ligne serrée de la zone cambiale lorsqu'il y a eu sectionnement chez la même espèce de Chêne et chez le Peuplier noir. Les rejets du Charme ne s'élèvent pas des racines, mais de branches nées sur le tronc au-dessous de la surface du sol et qui se sont beaucoup allongées en restant souterraines et en développant de nombreuses racines adventives.

Les tiges formant rejets, quelle que soit leur origine, présentent des caractères morphologiques très différents des branches normales, au point de faire hésiter, dans certains cas, sur la détermination de l'espèce qui les a fournis. Je

me propose, dans le présent chapitre, de préciser ces caractères pour quelques types, en comparant les rejets d'un an d'une part avec les branches normales, d'autre part avec des tiges de même âge provenant de germination.

Ce travail étant spécialement consacré aux tiges d'origine radicale, j'ai choisi de préférence, pour étudier les rejets, les espèces qui fournissent des bourgeons radicaux, mais tout porte à croire que l'origine même des cellules-mères des méristèmes a peu d'influence sur la structure générale des rejets et que les caractères spéciaux qu'ils présentent sont dûs surtout à leur relation très directe avec le système absorbant et, en quelque sorte, à la répercussion de l'influence du milieu souterrain ; à l'appui de cette manière de voir, j'étudierai à la fin du chapitre quelques rejets d'espèces dépourvues de bourgeons radicaux ; les différences étant d'autant plus accusées que le végétal considéré est plus ligneux et atteint une taille plus considérable, je passe en revue un certain nombre d'arbres et d'arbustes, la transition naturelle aux plantes herbacées étant fournie par des plantes peu ligneuses, telles que les *Rubus* étudiés au chapitre précédent.

Les rejets se distinguent en général par une croissance rapide et une végétation exubérante, l'allongement des entre-nœuds et les grandes dimensions des feuilles ; chez certaines espèces, comme les peupliers, leur développement est tellement rapide et la proportion d'eau qu'ils contiennent tellement élevée qu'ils ressemblent à des végétaux herbacés ; cela se comprend facilement si l'on considère la disproportion qui existe entre l'absorption d'eau et le volume des tissus qui l'utilisent ; il en résulte un état actif de turgescence qui favorise la croissance au détriment de la différenciation profonde des tissus, d'où résulte une structure simplifiée.

La comparaison des rejets aux branches normales offre des difficultés, si l'on y veut apporter de la précision. Il ne faut pas chercher à comparer des tiges d'âge rigoureuse-

ment identique, comme on le fait dans certains cas pour deux branches. Si l'on considère un arbre donnant des drageons, les bourgeons qui les fournissent partent en général bien après les bourgeons axillaires ; leur activité est en somme réveillée par le mouvement de la sève dû au fonctionnement des premières feuilles ; il en résulte que les deux bourgeons qui ont donné d'une part le rejet, d'autre part la branche, n'ont pas commencé à se développer simultanément ; si on les considérait tous deux après une période végétative de même durée, il n'en résulterait pas qu'ils soient comparables, car le développement, correspondant pour les deux échantillons à des époques en partie distinctes, ne se serait pas produit au milieu des mêmes conditions extérieures.

D'ailleurs, l'origine même des rejets les soumet à une variabilité qui n'existe pas chez les branches ; les rejets s'élancent aux moments les plus divers de la saison et la végétation des branches est terminée que certains commencent à émerger du sol. A ne considérer que les rejets de racines, la nature du terrain, son degré d'humidité, la profondeur variable à laquelle se trouvent les racines, une situation plus ou moins abritée, plus ou moins exposée à la lumière, la taille et l'âge de la racine mère sont autant de causes agissant d'une manière intense sur leur développement. Si de plus, nous nous adressons à des sujets différents, vient s'ajouter l'influence de la plus ou moins grande activité végétative du pied principal ; le drageonnement étant à peu près en raison inverse de celle-ci, atteindra son maximum par la suppression même de l'arbre ; on voit souvent, dans ce cas, les rejets former des touffes serrées, où les tiges, toutes soumises à un géotropisme négatif, se pressent les unes contre les autres, nuisant à leur développement réciproque ; c'est alors qu'apparaissent des fasciations de tiges portant sur une assez grande longueur à partir de la base et des concrescences diverses telles que la soudure des pétioles avec les tiges ; c'est alors que le développement se

produit de la façon la plus irrégulière pour les diverses tiges d'une même touffe et qu'on observe par suite de la pression des modifications particulières dans l'écorce et un développement très inégal sur la circonférence des couches d'un même tissu.

L'incertitude de l'âge d'un rejet et la grande variabilité des rejets de même âge m'ont conduit à me placer, pour mes comparaisons, en dehors de la question d'âge absolu. Je prends, sur un même individu, d'une part une branche de l'année recueillie à la fin de la période végétative et présentant un développement moyen, d'autre part un rejet également de taille moyenne et recueilli à l'époque des premières gelées, c'est-à-dire au moment où la végétation est forcément arrêtée par le froid ; cette précaution est nécessaire, car l'activité des rejets se prolonge longtemps après celle des branches et, dans bien des cas, leurs bourgeons sont encore en voie de croissance et dissociés au début de la saison froide. J'ai eu soin de me servir des rejets poussant isolément, afin d'éviter les modifications accidentelles qui résultent de l'agglomération en touffes ; j'ai fait en sorte que l'éclairement moyen de mes termes de comparaison ait été sensiblement le même de part et d'autre. Dans ces conditions, l'âge n'a plus à intervenir, d'une façon très rigoureuse ; je compare en somme le produit de l'activité moyenne d'une branche et de l'activité moyenne d'un rejet pendant toute une période de végétation. Je ne tiens compte, d'ailleurs, que des caractères différentiels saillants et bien marqués, constants sur plusieurs échantillons et qu'on ne saurait attribuer à une légère variation de quelque condition extérieure. Lorsque je me sers de jeunes plants provenant de germination comme terme de comparaison, je les prends ayant achevé leur première période de végétation. Je pense que moyennant ces précautions les caractères qui se dégagent de mes observations peuvent présenter quelque généralité et être attribués aux conditions spéciales de développement des rejets.

GENRE POPULUS

Les Peupliers sont, comme les Saules, remarquables par leur puissante vitalité et la plasticité de leurs tissus ; on sait avec quelle facilité les rameaux de ces arbres fournissent des boutures par apparition rapide de racines adventives, soit en terre, soit même dans l'eau.

C'est d'ailleurs aux Saules que Duhamel avait recours pour ses fameuses expériences, dont la plus typique est celle du Saule retourné (1); les branches plongées dans la terre donnent naissance à des racines adventives et, par une propriété réciproque, les racines, mises dans l'obligation de pousser des branches, fournissent des bourgeons.

Cette réciprocité est d'ailleurs naturelle chez la plupart des Peupliers; leurs racines émettent des drageons ; j'ai étudié à ce point de vue les trois espèces les plus communément répandues dans notre climat (*P. nigra*, *P. alba*, *P. Tremula*). La disposition fasciculée du système radical facilite l'émission des bourgeons et leur développement en tiges feuillées ; les racines ne pénètrent point profondément dans le sol; elles l'explorent en surface et dans un rayon considérable autour de l'arbre, ce qui explique la présence de rejets à grande distance du pied principal.

Les racines de *P. alba* et de *P. Tremula* donnent normalement des bourgeons alors qu'elles sont encore en relation avec l'arbre dont elles dépendent; les racines du *P. nigra* au contraire ne donnent pas généralement de tiges adventives dans ces conditions; mais, si l'on vient à séparer une grosse racine de l'arbre ou à retrancher celui-ci, la racine isolée dans le premier cas ou l'ensemble du système radical dans le second régénère les autres membres de la plante ; les mêmes opérations stimulent le drageonnement chez les premières espèces. C'est alors précisément que les bourgeons des racines sont groupés en touffes serrées.

(1) Duhamel, *Physique des arbres*, 1758, chap. V.

Ceux qui naissent sur la section du tronc forment des arcs où les tiges se touchent d'une façon ininterrompue.

On doit rapprocher de cette propriété qu'ont la tige et la racine des peupliers de se régénérer l'une l'autre le peu de durée et la fragilité du pouvoir germinatif de leurs graines: il semble qu'il y ait là, en faveur de la conservation de l'espèce, une de ces compensations si fréquentes dans la nature d'une reproduction très aléatoire par une multiplication facile.

1. Populus nigra.

A. — Morphologie externe comparée chez la branche et le rejet.

La branche normale, au bout de la saison, a différencié sur toute sa longueur une couche de liège, déjà épaisse à la base; aussi est-elle d'une teinte brune assez foncée. Elle présente à l'aisselle de ses feuilles des bourgeons aigus bien développés; la spirale foliaire s'atténue quand on approche de l'extrémité et les dernières feuilles se détachent presque au même niveau entourant un gros bourgeon terminal bien protégé par des écailles et complètement à l'état de repos. La tige présente des arêtes vives au nombre de cinq, correspondant à l'insertion des feuilles.

La pousse sur racine est plus longue que la branche plutôt à cause du développement de ses entre-nœuds que de leur nombre ; elle est d'un vert jaunâtre, car la couche de liège, peu épaisse à la base, manque complètement sur le tiers supérieur; les bourgeons axillaires des nœuds inférieurs sont moins gros que ceux de la branche et ceux des feuilles supérieures sont à peine visibles ; les derniers entre-nœuds formés sont en pleine croissance et le bourgeon terminal formé de très jeunes feuilles continue à s'épanouir et n'est nullement protégé ; il en résulte qu'il est presque toujours détruit par les premières gelées ainsi que la partie terminale de la tige.

La végétation du rejet serait donc, en général, limitée à sa première année si, au printemps suivant, un des bourgeons axillaires inférieurs plus résistants ne remplaçait l'axe primitif; mais le rameau qu'il fournit est souvent plus chétif que le drageon de première année; il subit donc un sort analogue et la pousse se régénère de nouveau par un bourgeon de la base; ce mode de végétation se poursuit plusieurs années, donnant naissance à de petits buissons, de forme caractéristique. Le plus grand nombre des pousses sur racines disparaissent au bout d'un certain temps; celles qui persistent et parviennent à donner des arbres sont l'exception; mais ceux-ci sont toujours inférieurs à ceux qui proviennent de bouture ou de semis; ils fleurissent très tardivement ou n'ont jamais de floraison. Par contre, si l'on isole un bourgeon radical avec le fragment de racine qui le porte, il se comporte comme une bouture, donne des racines adventives et la tige qu'il fournit devient beaucoup plus vigoureuse.

Enfin les pousses sur racines ne présentent de côtes que vers leur extrémité; celles-ci sont arrondies et bien moins saillantes que sur la branche.

B. — Anatomie comparée des tiges chez la branche et le rejet.

Les rejets présentent généralement un diamètre plus considérable que les branches au moins pour les entre-nœuds inférieurs; comparons, par exemple, deux coupes faites l'une au milieu d'une branche, l'autre au milieu d'une pousse sur racine; le rapport du diamètre du rejet à celui de la branche est 1,3 et il serait notablement plus élevé pour les entre-nœuds inférieurs.

Les divers tissus nous offrent les différences suivantes (Pl. IV, branche normale, fig. 1; rejet de racine, fig. 2) :

Chez le rejet, les cellules de l'épiderme sont plus grandes; leurs parois et leur cuticule sont moins épaisses; le liège

est partout d'origine hypodermique, au lieu que chez la branche il est profond dans la région des côtes, qui sont formées par des îlots saillants de sclérenchyme ; chez le rejet les côtes peu accentuées sont simplement collenchymateuses ; le fonctionnement de l'assise génératrice externe exfolie donc les côtes de la branche qui reprend par ce mécanisme une forme arrondie, tandis que les côtes du rejet s'atténuent peu à peu par suite du développement des tissus secondaires ; elles sont d'ailleurs souvent occupées par des lenticelles. L'assise génératrice subérophellodermique différencie chez le rejet quelques assises d'écorce secondaire collenchymateuse et les cellules du liège ont une subérisation tardive, tandis que chez la branche le phelloderme se réduit à une assise et la subérisation accompagne la différenciation morphologique des cellules Le liège moins épais dans le rejet présente des cellules aplaties tangentiellement par suite de la turgescence des tissus internes, tandis que chez la branche celles-ci sont d'abord isodiamétriques ou même légèrement allongées dans le sens radial et ne s'aplatissent que postérieurement à la suite d'un plissement de leurs parois latérales. L'écorce est plus épaisse chez le drageon et c'est à cette particularité qu'on doit attribuer en grande partie la différence de diamètre signalée plus haut ; la région externe est formée par du collenchyme moins développé que dans la branche et composé de cellules plus grandes, à parois plus minces ; on n'y trouve pas, comme dans celle-ci, de cellules scléreuses à parois extrêmement épaisses, formées de couches d'inégale réfringence et renfermant des cristaux rhombiques d'oxalate de calcium ; la région interne est très considérable chez le rejet, elle est formée de cellules à parois très minces, aplaties en général, dans le sens tangentiel et contenant fort peu de mâcles d'oxalate ; des lacunes se rencontrent un peu partout ; elles proviennent surtout du décollement des assises de cellules par suite de la pression ; enfin les cellules les plus aplaties présentent fréquemment des cloisonnements

secondaires dans le sens radial ; la zone correspondante de la branche beaucoup réduite est constituée par des cellules plus petites, de forme arrondie et renferme des mâcles en abondance ; les cellules qui les contiennent sont souvent en voie de destruction et contribuent ainsi à la formation des lacunes (1) ; seules les cellules corticales qui correspondent aux intervalles entre les paquets de fibres péricycliques peuvent être étirées dans le sens tangentiel.

Ces fibres sont groupées dans la branche en gros îlots épais de petites cellules à lumière très réduite ; chez le rejet elles forment des arcs allongés, plus ou moins continus, et les cellules qui les composent sont plus grandes, moins nombreuses et à canal plus large.

Le liber, tant primaire que secondaire, est moins développé proportionnellement au diamètre total dans le rejet et les îlots fibreux pourvus de tablettes rhombiques d'oxalate y sont beaucoup plus rares.

Tandis que tout le bois secondaire est bien lignifié dans la branche, il existe chez le rejet une zone externe considérable (environ le cinquième de l'épaisseur totale de la couche) qui ne s'est pas imprégnée de lignine, quoique les cellules aient pris les caractères morphologiques du tissu ligneux ; l'épaisseur des parois des cellules ligneuses est par rapport à leur diamètre sensiblement moindre que dans la branche ; ce caractère est l'indice d'un aoûtement inférieur (2) ; enfin les vaisseaux sont moins nombreux et plus larges.

Les mesures comparatives des couches de liber et de bois secondaire chez les deux tiges montrent que ces tissus sont tantôt plus, tantôt moins développés dans la branche, suivant le niveau de la section ; mais les deux faits généraux qui se dégagent des mesures effectuées au milieu des entre-nœuds sur les deux tiges sont :

(1) Les divers modes de formation des lacunes corticales ont été étudiés par M. Eberhardt (C. R., 13 février 1899).

(2) M. Kövessi, *Recherches biologiques sur l'aoûtement des sarments de la vigne* (Rev. générale de botanique, 1901).

1° Que l'épaisseur des formations libéroligneuses décroît plus rapidement le long du rejet que le long de la branche.

2° Que le rapport de l'épaisseur du liber à celle du bois est plus faible chez le rejet que chez la branche.

Ces résultats ressortent de l'examen du graphique ci-joint (fig. 3) obtenu de la façon suivante :

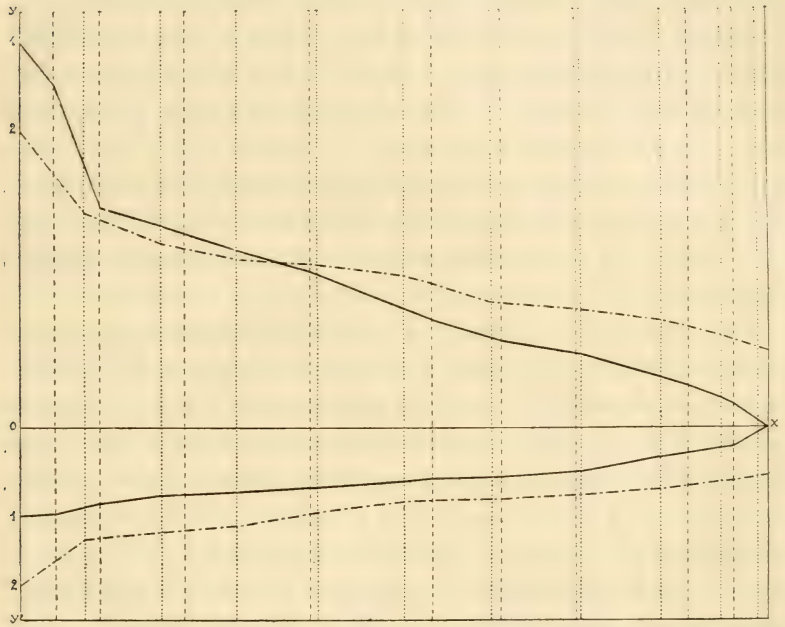


Fig. 3. — Épaisseurs comparées du liber et du bois secondaires chez la branche normale et le rejet de *Populus nigra*. Le trait continu est relatif au rejet; le trait discontinu à la branche ; les épaisseurs du bois sont portées au-dessus de ox, celles du liber au-dessous ; l'unité choisie est arbitraire.

Étant donnés deux axes de coordonnées rectangulaires, ox, oyy', je porte en abscisses et bout à bout les longueurs séparant les milieux des entre-nœuds successifs ; j'élève au milieu de chaque entre-nœud une perpendiculaire sur laquelle je porte en dessous de l'axe des abscisses l'épaisseur correspondante du liber et en dessus l'épaisseur du bois ; je joins par des lignes droites les points ainsi obtenus. Le tracé en trait continu correspond au rejet, celui en trait discontinu à la branche. Comme le rejet employé était

sensiblement plus long que la branche correspondante, j'ai réduit les longueurs mesurées le long du rejet proportionnellement entre elles, de façon à ramener la longueur totale du rejet à celle de la branche.

Ce tracé nous montre :

1° Que le liber est toujours plus développé dans la branche que dans le rejet malgré la différence de diamètre ;

2° Que le bois, moins développé à la base chez la branche, prend une épaisseur égale de part et d'autre, vers le cinquième entre-nœud et plus considérable chez la branche pour les entre-nœuds suivants ;

3° Qu'au voisinage du bourgeon terminal chez le rejet, il n'y a pas de bois secondaire différencié, tandis que dans la branche, ce bois conserve une notable épaisseur jusqu'à l'extrémité.

Enfin la moelle présente à peu près le même développement chez les deux tiges, si l'on tient compte de la différence de diamètre ; nous verrons pour d'autres espèces qu'elle est presque toujours plus réduite chez les rejets. Chez la branche elle est formée de cellules plus petites, arrondies et à lignification plus précoce ; celle-ci commence toujours par le centre ; cependant chez les rejets, où la moelle reste longtemps cellulosique, la zone périmédullaire présente des îlots étendus sclérifiés de bonne heure.

C. — Comparaison des tiges précédentes avec une tige de germination.

D'une manière générale la tige de germination tient le milieu entre le rameau normal et le rejet. Au point de vue morphologique elle se rapproche plus de la branche par sa longueur, son diamètre, sa teinte générale, les dimensions de ses entre-nœuds, la réduction de leur longueur à mesure qu'on approche du bourgeon terminal. Celui-ci est nettement différencié, quoique moins gros que celui de la branche ; quant aux bourgeons axillaires, à la base, ils

sont à peine formés, mais contrairement à ce qui se passe chez le rejet, leur différenciation augmente aux nœuds supérieurs. Enfin les côtes superficielles sont peu saillantes.

Au point de vue anatomique, les cellules épidermiques sont de même taille que celles de la branche avec une épaisseur de parois et de cuticule intermédiaire entre celles que l'on observe chez les deux autres tiges ; le liège est hypodermique sur toute la périphérie, formé de plusieurs assises de cellules plus aplaties tangentiellement que chez la branche ; enfin le phelloderme n'est pas plus abondant que chez cette dernière.

L'écorce est assez homogène, très peu collenchymateuse dans sa région externe ; elle est formée de cellules arrondies laissant entre elles de nombreux méats ; on n'y trouve que par exception des cellules scléreuses, mais les mâcles d'oxalate y abondent partout.

Les fibres péricycliques sont disposées comme dans la branche, mais forment des amas moins volumineux. Le liber secondaire offre un développement intermédiaire ; les paquets de fibres y sont rares, mais on y voit des mâcles d'oxalate de calcium.

La différenciation du bois est moindre que chez la branche, l'aoûtement est inférieur et la lignification présente un léger retard. Le rapport de l'épaisseur du liber à celle du bois est plus faible que chez la branche, mais de façon moins accusée que pour le rejet.

La moelle possède un développement de même ordre que chez les autres tiges ; elle est intermédiaire pour les dimensions de ses cellules ; celles-ci sont arrondies avec petits méats ; les mâcles y sont rares alors qu'on en trouve beaucoup chez le rameau et qu'il n'y en a pas du tout chez le rejet ; enfin la lignification est aussi tardive que chez ce dernier.

D. — Morphologie externe comparée entre les feuilles des diverses tiges.

La comparaison des feuilles fournit des caractères particulièrement nets.

Les feuilles de la plante issue de graine sont très petites à la base et s'accroissent quand on s'élève le long de la tige jusqu'à une taille limite qui est inférieure à celle des feuilles moyennes des autres tiges; elles présentent des caractères intermédiaires entre la feuille du rejet et la feuille normale. Le tableau suivant donne les dimensions principales pour des échantillons moyens.

ÉCHANTILLON.	LONGUEUR du limbe.	LARGEUR maxima du limbe.	LONGUEUR du pétiole.	APLATISSEMENT (1) du pétiole à la caractéristique.	ÉPAISSEUR du limbe.
Feuille normale...	60 mm.	55 mm.	50 mm.	2,5	221 μ
Feuille de l'axe de la jeune plante.	40 mm.	40 mm.	20 mm.	2	196 μ
Feuille du rejet....	65 mm.	75 mm.	25 mm.	1,66	191 μ

(1) J'appelle aplatissement le rapport de la longueur maxima de la coupe à la largeur maxima; plus ce rapport est grand, plus considérable est l'aplatissement.

Le tableau nous montre :

1° Que la feuille normale est plus longue que large, la feuille de la plante issue de graine a ses deux dimensions sensiblement égales, que chez la feuille du rejet généralement la largeur l'emporte au contraire (Pl. II, fig. 1, 2).

2° Que le pétiole est sensiblement égal à la longueur du limbe chez la feuille normale, qu'il est beaucoup plus court chez les deux autres.

3° Que l'aplatissement de l'extrémité du pétiole et l'épais-

seur du limbe diminuent de plus en plus quand on passe de la feuille normale à la feuille du rejet.

Chez la feuille normale, le pétiole s'aplatit d'une façon très accusée à partir d'une faible distance de sa base; il demeure assez arrondi sur la plus grande partie de sa longueur chez les deux autres, mais surtout chez la feuille du rejet.

Les feuilles provenant de la gemmule forment la transition et se rapprochent plus des feuilles normales quoiqu'elles soient moins acuminées; elles présentent comme celles-ci de petites dentelures arrondies et régulières sur les bords; la feuille du rejet est grossièrement dentée, toujours en cœur à la base et sa pointe est très obtuse; elle se distingue en outre par des stipules souvent fort développées et longuement persistantes, par sa teinte vert clair et par le peu de consistance de son limbe.

E. — Anatomie comparée des diverses feuilles.

L'examen anatomique montre encore pour la feuille provenant de la gemmule des caractères intermédiaires. Le limbe d'une feuille de *P. nigra* est constitué entre les deux épidermes par du tissu en palissade du côté de la face supérieure et du tissu lacuneux du côté de la face inférieure; les épaisseurs de ces divers tissus sont consignées dans le tableau suivant :

ÉCHANTILLONS.	ÉPAISSEUR totale.	ÉPIDERME supérieur.	TISSU palissadique.	TISSU lacuneux.	ÉPIDERME inférieur.
Feuille normale...	221 μ	12 μ	133 μ	64 μ	12 μ
Feuille d'origine gemmulaire....	196 μ	13 μ	75 μ	93 μ	13 μ
Feuille du rejet...	191 μ	16 μ	63 μ	93 μ	19 μ

Ce tableau nous montre :

1° Que les cellules épidermiques ont des hauteurs croissantes quand on passe de la feuille normale au rejet; les préparations d'épidermes vus de face montrent qu'il en est de même pour les dimensions dans le sens tangentiel ; elles font voir également la forme sinueuse des cellules de l'épiderme inférieur des feuilles du rejet et le terme de passage fourni par l'épiderme d'une feuille prise sur la tige primordiale. En même temps que la taille des cellules augmente, l'épaisseur de leurs parois et de leur cuticule diminue; la différenciation est donc moins accentuée (Pl. IV, fig. 12 à 17).

2° Que le développement du tissu palissadique diminue en faveur de celui du tissu lacuneux quand on descend dans la série. Le tissu palissadique est particulièrement différencié chez la feuille normale ; il y forme sous l'épiderme deux assises composées de cellules longues et étroites ; au-dessous on trouve quelques cellules de tissu lacuneux assez dense, puis de nouveau deux assises de palissades moins hautes et moins étroitement unies que les premières ; enfin au-dessous se trouve une faible épaisseur de tissu lacuneux ; le chiffre indiqué dans le tableau pour l'épaisseur du tissu palissadique est relatif à l'ensemble des diverses assises (Pl. IV, fig. 9 à 11).

Si nous passons aux autres feuilles, les deux assises qui se trouvent sous l'épiderme supérieur sont seules bien nettement palissadiques ; mais elles sont formées de cellules plus larges et proportionnellement moins hautes et moins riches en chloroleucites que chez le limbe normal, le tissu lacuneux est chez elles également moins chlorophyllien et beaucoup moins dense.

Quant aux pétioles, nous devons les examiner soit au point de vue du développement et de la différenciation des tissus qui les composent, soit au point de vue du parcours des faisceaux libéro-ligneux.

Les épidermes des pétioles ainsi que la zone collenchy-

mateuse dont ils sont doublés ont des caractères comparables aux tissus correspondants des tiges qui les ont fournis. Le parenchyme général est, comme la zone interne de l'écorce chez la tige, formé de cellules plus petites chez le pétiole normal, plus grandes, à parois plus minces avec nombreux méats chez les autres pétioles.

Des coupes faites à la caractéristique, à la base et au milieu des pétioles montrent que chez le pétiole normal les faisceaux libéroligneux sont entourés de quelques cellules de sclérenchyme à la caractéristique, de paquets fibreux volumineux vers le milieu, très atténués à la base, tandis que les autres pétioles n'ont autour des faisceaux que quelques cellules de collenchyme aux deux extrémités et une bande assez mince de fibres sclérifiées vers le milieu; enfin l'oxalate de calcium très abondant dans les tissus cellulosiques du premier pétiole, l'est beaucoup moins chez les pétioles des tiges primordiales et devient rare chez les pétioles des rejets.

Au point de vue du parcours des faisceaux, ces pétioles se ramènent à deux types: l'un relativement simple est réalisé chez les pétioles des tiges primordiales et des rejets, l'autre très complexe caractérise la feuille normale. Nous les décrirons rapidement ainsi que les transformations qui s'opèrent à la base de la nervure principale (Pl. III).

1° *Pousse sur racine.* La coupe initiale pratiquée à la base du pétiole nous montre trois arcs libéroligneux incurvés sur eux-mêmes de façon à former des anneaux presque complets A,B,C (fig. 1), puis les faisceaux A et B se rapprochent du faisceau central C, en même temps qu'ils se subdivisent chacun en trois faisceaux $A_1 a_1 a'_1$; $B_1 b_1 b'_1$; le faisceau central s'est divisé en deux arcs, l'un supérieur C_1, l'autre inférieur C_2 (fig. 2, 4*mm* de la base); les fascicules $a_1 a'_1$ $b_1 b'_1$ viennent se placer en ligne avec l'arc C_2 dont la longueur a diminué pendant que les deux faisceaux $A_1 B_1$, après s'être rapprochés de l'arc C_1, s'en éloignent de nouveau et se referment sur eux-mêmes en s'individualisant (fig. 3 et 4); les

deux arcs C_1C_2 se complètent par l'addition des faisceaux a_1b_1 qui se soudent à C_2, $a'_1b'_1$ qui se soudent à C_1 ; en même temps les faisceaux A_1B_1 se rapprochent de la ligne médiane et donnent naissance à deux petits faisceaux $\alpha_1\beta_1$ (15 mm. de la base) ; la figure 5 représente la coupe du pétiole à 17 millimètres de la base. A mesure que le pétiole s'aplatit, les différents groupes de faisceaux s'isolent de plus en plus et la caractéristique (fig. 6, 25 mm. de la base) nous montre les petits faisceaux $\alpha_1\beta_1$, qui se sont ouverts et sont prêts à fournir les petites nervures qui se détachent dès la base de la nervure principale; au-dessous, nous trouvons deux ellipses, l'une formée de la soudure des faisceaux A_1 et B_1, l'autre par les deux arcs C_1 et C_2. Si, poursuivant la série des coupes, nous étudions les modifications qui se produisent à la base de la nervure principale, nous constatons une simplification progressive du système libéro-ligneux. Après la disparition des arcs $\alpha_1\beta_1$, dans les petites nervures des bords du limbe, c'est l'ellipse A_1B_1 qui se divise en donnant la deuxième paire de nervures (fig. 7) ; après leur départ il ne reste plus de A_1B_1 que deux ou trois fascicules isolés R, qui fournissent les deux grosses nervures naissant à environ 7 millimètres de la caractéristique (fig. 8); la figure 9 représente la formation de ces deux nervures aux dépens du système R et des fascicules V_1 et V'_1 détachés de l'arc C_1 ; la figure. 10 nous montre ce qui reste ensuite du système libéroligneux : l'ellipse inférieure et quelques fascicules R′ provenant de l'ellipse supérieure ; quelques millimètres plus loin (fig. 11) nous voyons l'arc C_1 se briser et se reployer vers l'intérieur de l'ellipse en même temps que les fascicules supérieurs viennent se souder à l'ellipse qui est au-dessous ; enfin dans la figure 12, les deux moitiés de l'arc C_1 se soudent à nouveau, mais les extrémités internes de ces moitiés se résolvent en petits faisceaux qui maintenant sont à l'intérieur de l'ellipse ; ces faisceaux devenus en quelque sorte intramédullaires diminuent rapidement ; ils ne sont bientôt plus formés que de quelques cellules libériennes qui

disparaissent à leur tour ; le système libéroligneux de la nervure n'est plus alors formé que d'une seule ellipse.

2° Chez le pétiole d'une feuille de la gemmule, nous retrouvons la même suite de transformations avec une importance plus grande des parties vasculaires ; notamment à la caractéristique nous avons deux ellipses très développées à la partie inférieure et les deux faisceaux $\alpha_1\beta_1$ sont presque coalescents pour former une troisième ellipse.

3° Chez la feuille normale, l'initiale nous offre comme dans le cas précédent trois arcs libéroligneux presque fermés, décomposés en fascicules (fig. 13); appelons-les A, B, C par analogie ; à 1 millimètre de la base nous voyons déjà les anneaux A et B se fragmenter en détachant chacun deux petits faisceaux $a_1 a'_1$, $b_1 b'_1$ qui descendent vers la partie inférieure du pétiole ; pendant ce temps l'arc C s'est divisé en deux parties l'une formant le grand arc C_1, l'autre le petit faisceau C_2 (fig. 14, 12 millimètres de la base) ; à 25 millimètres nous observons la soudure des arcs A_1 et B_1 avec l'arc C_1 qui s'est ouvert à sa partie supérieure à droite et à gauche (fig. 15) ; l'arc C_2 s'est subdivisé et les petits faisceaux $a_1 a'_1$, $b_1 b'_1$ sont venus s'aligner de façon que le système libéroligneux, dans son ensemble, forme une chaîne ininterrompue correspondant assez bien à la figure 3 relative à la pousse sur racine. Cette chaîne se divise ensuite en deux pour donner deux groupes de formations libéroligneuses ; le premier E se forme aux dépens de $A_1 B_1$, de C'_2 et des moitiés supérieures de C'_1 et C'_3 ; le second D se forme aux dépens des moitiés inférieures de C'_1 et C'_3 des faisceaux $a_1 a'_1 b_1 b'_1$ et de l'arc C_2 ; la coupe est prise à 35 millimètres de la base (fig. 16). Le groupe D s'individualise et forme l'ellipse inférieure du pétiole; quant au groupe E après avoir pris une forme elliptique il détache sur ses flancs deux arcs F qui vont occuper une position intermédiaire entre D et E (fig. 17, 40 millimètres; fig. 18, 42 millimètres de la base) ; à 43 millimètres les deux arcs du groupe F sont venus s'accoler ; le groupe E détache presque immédiatement deux arcs qui se soudent,

en donnant l'ellipse G (fig. 19, 44 millimètres); à ce point, les deux arcs du groupe F sont également soudés; on a alors atteint la structure définitive formée par la superposition de 4 ellipses D,F,E,G; à 49 millimètres, c'est-à-dire à 1 millimètre de la naissance du limbe, l'ellipse G détache deux faisceaux gg' destinés à fournir les petites nervures qui s'isolent dès la base du limbe et longent le bord de la feuille (fig. 20 caractéristique).

Si nous suivons les faisceaux dans la nervure principale, après le départ de gg', le faisceau G fournit une paire de nervures se détachant à $1^{mm},5$ de la base du limbe (fig. 21); nous voyons en même temps l'arc E dédoublé en $E_1 E_2$; une coupe faite à 2 millimètres de la base du limbe nous montre $E_1 E_2$ qui se disposent à fournir la paire de grosses nervures qui se détachent un peu plus loin; l'arc F s'est dédoublé en $F_1 F_2$ et a détaché deux fascicules $f_1 f_2$ qui concourent avec $E_1 E_2$ à la formation des mêmes nervures (fig. 22); la figure 23 nous montre ce qui reste après la formation des grosses nervures, soit l'arc D décomposé en faisceaux et les deux cercles F_1, F_2. Bientôt ces arcs eux-mêmes se fondent avec le système D, qui s'est entr'ouvert, pour ne former qu'une ellipse $D F_1 F_2$ (fig. 24); nous voyons encore dans cette ellipse quelques fascicules intramédullaires qui disparaissent un peu plus loin.

2. Populus Tremula.

Le Tremble est parmi les peupliers celui qui donne des rejets avec le plus de facilité et en plus grande abondance; par contre, c'est celui dont les boutures fournissent les moins bons résultats. Les rejets moyens du Tremble mesurent 50 centimètres; mais lorsque l'arbre a été exploité ils peuvent atteindre et dépasser $1^{m},50$ et sont pourvus de feuilles exceptionnellement grandes.

Les caractères morphologiques des tiges rappellent ceux que nous avons signalés chez *P. nigra*, relativement au

développement du liège, à la longueur des entre-nœuds, à la différenciation des bourgeons.

Comparativement aux feuilles normales, celles du rejet sont notablement plus grandes ; leur pétiole atteint à peine la moitié de la longueur du limbe ; il est arrondi sur toute sa longueur, avec un léger aplatissement parallèlement au plan de symétrie ; il est velu comme la tige qui le porte ; le pétiole normal au contraire est souvent plus long que le limbe, aplati sur les 3/4 de sa longueur et d'une façon considérable vers la caractéristique ; l'aplatissement, qui est de 1,3 à cet endroit chez la feuille du rejet, atteint ici 2,5, ce qui donne au limbe une grande mobilité ; enfin le limbe est glabre de même que la tige. Au point de vue de la forme, le limbe de la feuille du rejet est cordiforme à la base, découpé en dents fines et aiguës sur toute sa périphérie et ressemble beaucoup plus à la feuille du rejet de *P. nigra* que les feuilles normales ne se ressemblent entre elles. Il existe chez les rejets des stipules longuement persistantes et, quoique ce ne soit pas le cas général, il arrive que ces appendices prennent un développement considérable et deviennent de véritables folioles pétiolulées, à nervation compliquée ; le pétiolule se soude alors parfois au pétiole même de la feuille.

Les différences dans la structure interne sont à peu près les mêmes que celles signalées chez *P. nigra*. Les tiges des rejets, souvent très vigoureuses à la base, s'épuisent très rapidement aux entre-nœuds supérieurs qui sont grêles, dépourvus d'éléments de soutien, à formations secondaires tardives et peu abondantes, ce qui explique leur facile destruction par le froid et les parasites.

La comparaison de coupes moyennes pratiquées dans les pousses de l'année montre une différence essentielle dans le développement des éléments lignifiés ; chez la branche normale, ces éléments abondent dans tous les tissus ; les cellules du collenchyme hypodermique se sclérifient

en conservant leur épaisseur; plus profondément dans l'écorce, nous trouvons des îlots volumineux formés de grandes cellules scléreuses, dont les parois très épaisses sont parcourues de fins canalicules mettant en relation les cellules voisines ; la région péricyclique est jalonnée par des îlots fibreux volumineux, dont les cellules ont une lumière très réduite, les fibres du liber secondaire sont aussi très abondantes; elles forment des paquets répartis plus ou moins régulièrement en deux zones concentriques ; enfin, la zone périmédullaire présente aussi des faisceaux de cellules sclérifiées à parois très épaisses, tandis que la région centrale de la moelle est parsemée de nombreuses cellules scléreuses, de grande taille, analogues à celles de la partie interne de l'écorce.

Chez le rejet, les éléments scléreux de l'écorce n'existent plus, les fibres péricycliques sont moins abondantes et moins différenciées ; les fibres libériennes à parois plus minces forment de longs arcs peu épais répartis en une seule zone circulaire ; les îlots périmédullaires ne comptent que quelques cellules et la moelle s'est sclérifiée sans que l'épaisseur des parois cellulaires se soit sensiblement accrue.

La structure est en outre caractérisée : 1° par une réduction d'épaisseur de l'écorce qui, faute d'éléments ligneux, n'a pu réagir comme celle de la branche contre les pressions ; les cellules y sont aplaties tangentiellement avec des cloisons radiales secondaires, ou complètement détruites ; 2° par le développement faible du liber secondaire par rapport au bois ; 3° par le mauvais aoûtement de celui-ci ; 4° par un développement moindre de la moelle. Ce caractère est plus accusé que chez le *P. nigra*.

Le limbe de la feuille du rejet possède les mêmes caractères distinctifs du limbe normal que dans l'espèce précédente : épiderme à cellules plus grandes et moins différenciées, faible développement du tissu palissadique, abondance du tissu lacuneux très peu dense ; les variations que nous observons dans les tissus des pétioles sont également de

même sens que chez *P. nigra*; l'indigence des éléments de soutien chez le pétiole du rejet s'accuse encore davantage; les faisceaux ne sont bordés que de collenchyme dans lequel apparaissent, çà et là, quelques cellules sclérifiées.

Enfin, au point de vue de la course des faisceaux dans les pétioles, nous trouvons encore ici une simplification considérable du côté du rejet. Les figures 25 et 26 montrent comparativement des coupes pratiquées à la base du limbe dans un pétiole de rejet et dans un pétiole normal. Chez le second, on trouve quatre arcs libéroligneux plus ou moins fermés sur eux-mêmes superposés, tandis que le premier ne possède qu'une ellipse inférieure surmontée de deux faisceaux accolés.

3. Populus alba.

Il paraît superflu de parler de cette espèce qui se comporte comme les précédentes au point de vue des caractères de structure externe et interne particuliers aux rejets. Je n'en fais mention que pour insister d'avantage sur les simplifications de structure qu'offrent les feuilles des drageons, dans le genre *Populus* et afin de montrer la tendance de ces feuilles vers un même type chez les diverses espèces, par suite d'une atténuation des caractères spécifiques.

Le caractère morphologique saillant de la feuille de *P. alba* est sa lobation très accentuée; les lobes sont au nombre de cinq principaux. Chaque lobe reçoit une grosse nervure principale saillante du côté de la face inférieure qui est très velue; le pétiole est moins allongé par rapport au limbe que dans les espèces précédentes, arrondi sur une assez grande longueur et moins aplati à la caractéristique; aussi les feuilles de *P. alba* n'ont-elles pas la mobilité de celles de *P. Tremula* ou de *P. nigra*.

La feuille du rejet se distingue par une lobation toujours très atténuée, qui même, la plupart du temps, n'est plus indiquée que par des dents un peu plus saillantes que celles découpant tout le bord du limbe, par son aspect

cordiforme à la base, par un pétiole court et assez trapu ; dans son ensemble elle ressemble beaucoup à la feuille d'un rejet de Tremble au point de faire hésiter sur la détermination de l'espèce, si l'on ne se reporte à l'arbre lui-même qui a fourni le rejet.

L'examen du système libéroligneux du pétiole conduit aux mêmes conclusions ; sans nous attacher à suivre la marche des faisceaux, si nous nous contentons de coupes pratiquées à la caractéristique, nous trouvons chez le pétiole normal, trois ellipses libéroligneuses superposées (Pl. III, fig. 28) et chez le pétiole du rejet, une seule ellipse surmontée de deux faisceaux non coalescents (fig. 27).

RÉSUMÉ

Si l'on compare entre eux les rejets des diverses espèces du genre *Populus*, on est frappé des grandes analogies qu'ils présentent et l'on est amené à concevoir un type simple qui serait le terme de convergence de ces espèces. Il est rationnel de supposer que ce type a été le point de départ des formes actuelles et que le développement rapide et en quelque sorte abrégé des drageons produit une simplification de structure, une atténuation des caractères, qui marquent une régression vers ce type ancestral.

D'une part la structure de la tige normale est à peu de chose près la même chez les diverses espèces ; les tiges radicales se distinguent toujours par la réduction des éléments de soutien et la différenciation moindre de chaque tissu ; d'autre part, et c'est là le caractère de convergence le plus saillant, les feuilles des diverses espèces, si nettement caractérisées quand il s'agit des branches normales, deviennent fort semblables chez les rejets, et par la forme générale du limbe et par la marche des éléments libéroligneux dans les pétioles.

L'étude que nous en avons faite, nous a montré, pour le pétiole normal le maximum de complexité chez *P. nigra*,

dont le pétiole très allongé présente à la caractéristique l'aplatissement maximum, avec un système libéroligneux formé de quatre anneaux superposés, surmontés eux-mêmes de deux petits faisceaux latéraux; chez *P. Tremula*, nous ne trouvons plus que quatre anneaux superposés avec un aplatissement et une longueur moindre du pétiole; ces deux caractères s'atténuent encore chez *P. alba* qui ne possède plus à la caractéristique que trois anneaux vasculaires. Les deux dernières espèces se rapprochent plus entre elles que chacune d'elles ne se rapproche de *P. nigra*.

Si nous examinons les rejets, nous voyons partout une grande simplification de structure, mais l'ordre de complexité décroissante reste le même que pour les branches normales, avec une diminution de la distance qui sépare deux espèces.

La caractéristique, chez *P. nigra*, possède deux anneaux vasculaires surmontés de deux faisceaux, tandis que chez les deux autres espèces, nous ne trouvons plus qu'un anneau et deux faisceaux latéraux supérieurs plus ou moins rapprochés.

Enfin nous devons remarquer que cette différenciation décroissante ne tend pas vers un type purement hypothétique, mais vers celui qui est réalisé chez les Saules où le pétiole ne possède qu'un arc libéroligneux provenant de transformations analogues à celles qu'on observe, par exemple, pour les feuilles de rejet chez *P. Tremula*; cette espèce se rapproche en outre du groupe des Saules par la répartition très uniforme des vaisseaux dans le bois secondaire, tandis que ces vaisseaux sont plus ou moins groupés chez les autres.

4. Ulmus campestris.

Les rejets de l'Orme sont extrêmement nombreux et leur production est tout à fait normale; leur développement est plus régulier et leur végétation moins exubérante que chez la plupart des espèces fournissant des rejets; les tiges

qu'ils fournissent sont assez bien différenciées et présentent des chances de conservation; les bourgeons axillaires inférieurs sont bien constitués et se développent souvent dès la première année ; les supérieurs sont très petits et le bourgeon terminal n'a souvent pas achevé sa différenciation à la fin de la saison.

Les feuilles, à moins de conditions très favorables, sont plus petites que les feuilles normales; comme elles, elles varient beaucoup dans leur forme et leurs dimensions avec les individus; il faut donc toujours les comparer aux feuilles de l'arbre qui a fourni le rejet considéré ; elles ont un pétiole plus court, sont moins épaisses et d'un vert plus clair et présentent, comme les feuilles de la tige issue de graine, de petites stipules qui persistent pendant presque toute la saison. Les feuilles ont la même disposition chez la branche et le rejet, mais sur la tige provenant de germination, elles sont fréquemment opposées.

Les principaux caractères anatomiques du rejet par rapport à la branche sont :

Un plus grand développement de l'écorce, avec des zones d'écrasement, plus considérables, contenant de vastes lacunes, un péricycle moitié moins épais et moins sclérifié, une disposition sensiblement différente des vaisseaux; chez la branche, les vaisseaux sont répartis d'une façon assez uniforme, suivant des zones circulaires et sont rares dans les dernières formations de la saison ; chez le rejet, ils sont encore assez abondants dans cette zone externe de l'anneau ligneux et sont plutôt groupés suivant des files radiales. Citons encore une réduction notable de la moelle, une zone périmédullaire restant longtemps à l'état parenchymateux.

Quant au retard de lignification du bois, il est peu sensible dans cette espèce et le rapport de l'épaisseur du liber à celle du bois est de même ordre chez les deux tiges ; ces deux caractères sont les indices d'une différenciation plus profonde que celle qui est habituelle aux rejets; ils correspondent à une croissance moins rapide.

Les feuilles, malgré leurs analogies extérieures avec les feuilles normales, présentent comme toujours une réduction notable dans l'épaisseur du tissu palissadique, causée par la diminution de profondeur des cellules qui le constituent.

5. Robinia Pseudacacia.

Les rejets apparaissent souvent chez le Robinier à une assez grande distance de l'arbre qui les fournit ; ils naissent en général isolément, quelquefois groupés par deux ou trois, sur de longues racines assez grêles, nées de la racine principale; celle-ci est pivotante au début ; aussi les racines porte-drageons sont-elles quelquefois à une assez grande profondeur ; le rejet avant d'émerger présente une végétation souterraine et ses nœuds inférieurs portent des écailles ; la partie souterraine mesure en moyenne 2 décimètres ; elle est d'un diamètre beaucoup plus considérable que la partie aérienne ; la transition entre les deux régions se fait d'une façon brusque. La pousse aérienne ne représente en somme qu'une partie de la végétation de l'année ; aussi est-elle fort peu développée par rapport à la branche ; beaucoup plus courte et plus grêle, ses entre-nœuds sont moins allongés que ceux de la branche et même que ceux d'une tige provenant de germination ; les feuilles sont petites, rappellent assez celles de *Coronilla varia* et possèdent leur nombre normal de folioles dès la base de la tige; ces folioles de faible dimension, surtout pour les feuilles de la base, sont arrondies, légèrement cordiformes à l'extrémité avec un petit mucron prolongement de la nervure médiane; les stipules sont très réduites, formant de courtes épines, parfois même complètement avortées ; le renflement moteur est beaucoup moins différencié que pour les feuilles de la branche ; ces feuilles sont assez semblables à celles des jeunes plants issus de germinations, mais de dimensions moindres et sans présenter comme celles-ci toutes les transitions entre la feuille primordiale unifoliolée et les feuilles complètes à dix-neuf folioles.

Les caractères anatomiques sont pour la plupart ceux que nous avons déjà signalés, avec cette restriction qu'il y a lieu de tenir compte de la structure spéciale de la partie souterraine. Celle-ci est caractérisée par un liège profond exfoliant toute l'écorce primaire formée de grandes cellules parenchymateuses rapidement mortifiées, par un anneau discontinu et peu épais de fibres péricycliques, par un faible développement des formations libéroligneuses secondaires; par la réduction de la moelle qui reste cellulosique et se détruit peu à peu.

La partie aérienne possède comme la branche et la tige primordiale un liège sous-hypodermique, mais ce liège est tardif et n'apparaît que dans les entre-nœuds inférieurs, où il est même peu épais; chez la branche, il est abondant d'un bout à l'autre; il présente un développement intermédiaire chez la tige primordiale.

Les fibres péricycliques forment un anneau complet, mais sont moins différenciées que dans la branche; le liber secondaire présente un faible développement par rapport au bois et se montre dépourvu de fibres.

La répartition des cellules à tanin fournit des différences très nettes; chez la branche on en trouve dans le liber et dans la zone périmédullaire; les cellules localisées dans le liber sont réparties assez uniformément surtout dans la couche externe de ce tissu; celles qui sont localisées dans la zone périmédullaire sont groupées par quatre ou cinq vis-à-vis des pointes primaires du bois; chez la tige primordiale le liber ne possède plus de cellules tanifères et sur une coupe transversale, la zone périmédullaire n'en montre que quelques très rares isolées; c'est également ce qui se présente chez la partie souterraine de la pousse sur racine, mais dans la partie aérienne la disposition est la même que chez la branche, le nombre des cellules étant un peu inférieur; celles de la zone périmédullaire forment des îlots de trois à quatre cellules seulement.

Enfin la structure du pétiole offre aussi quelque diffé-

rence. Le pétiole normal et celui d'une feuille née sur la tige primordiale présentent sur leur face supérieure une rainure très accusée, limitée par deux rebords saillants possédant chacun un cordon vasculaire ; celui d'une feuille de rejet au contraire est presque plan à la partie supérieure et les deux cordons vasculaires ne font nullement saillie ; sa région corticale est plus développée, l'anneau complet de fibres qui entoure les formations libéroligneuses est moins épais ; enfin, et c'est là un trait commun au rejet et à la tige de germination, les faisceaux libéroligneux sont soudés entre eux de façon à former un anneau à peine interrompu ; chez la branche, au contraire, les faisceaux sont bien mieux individualisés.

6. Betula alba.

Le Bouleau ne fournit guère de rejets dans les conditions normales de végétation ; des rejets apparaissent sur les racines surtout après exploitation ; ils sont assez vigoureux, subsistent d'une année à l'autre et forment rapidement des taillis touffus. Ils sont de dimension supérieure aux branches normales pour le diamètre, la longueur totale et l'allongement des entre-nœuds ; les bourgeons, beaucoup moins imparfaits que ceux des rejets des peupliers, sont assez bien différenciés et protégés, moins cependant que ceux de la branche ; d'ailleurs les bourgeons axillaires se développent généralement dès la première année et le même phénomène se reproduisant plusieurs années consécutives fournit rapidement des arbustes assez rameux. L'épiderme de la tige est pubescent et persiste pendant toute la saison.

Les feuilles sont beaucoup plus grandes que les feuilles normales, à dents plus larges et moins aiguës, très cordiformes à la base ; leur pétiole est plus court relativement à la longueur du limbe et plus épais (Pl. II, fig. 3, *feuille normale* ; fig. 4, *feuille d'un rejet*) ; l'épiderme porte des poils sur les deux faces, mais particulièrement sur l'infé-

rieure, où les nervures sont très saillantes ; les stipules ne persistent guère plus longtemps que sur la branche ; les feuilles portées par les rameaux de deuxième ordre accusent par leur taille, leur forme et l'ensemble de leurs caractères une tendance rapide vers le type normal.

Les rejets offrent une grande analogie avec les jeunes plants issus de germination au point de vue de la différenciation morphologique ; seulement l'évolution de la feuille est plus complète chez les seconds.

Au point de vue anatomique, la tige du rejet se distingue par le faible développement du liège et du collenchyme hypodermique, par les dimensions plus considérables des cellules corticales, la minceur de leurs parois favorisant la destruction précoce d'un grand nombre d'entre elles et la formation rapide de vastes lacunes, par la pénurie de l'oxalate de calcium dans l'écorce, le liber et la moelle, par la continuité et l'homogénéité du sclérenchyme péricyclique.

En effet, dans la branche le péricycle est formé par des paquets assez épais de petites fibres polyédriques, laissant entre eux de grandes cellules, longtemps parenchymateuses, qui ne se lignifient que tardivement complétant ainsi l'anneau scléreux. Chez le rejet on ne trouve guère que les premières fibres, peu adhérentes les unes aux autres, disposées en longs arcs à peine séparés par quelques cellules de parenchyme (1) ; pour ce qui est du tissu vasculaire, les caractères différentiels sont les mêmes que dans les exemples précédents.

La structure de la tige issue de germination est intermédiaire, mais se rapproche plus de celle du rejet.

La forme de la caractéristique est différente chez les diverses feuilles ; presque ronde pour celles du rejet avec une petite cavité à la partie supérieure, la caractéristique possède ur

(1) Cette différence dans la structure du sclérenchyme péricyclique a été déjà signalée par M. Flot à propos de la comparaison de la structure d'une branche de l'année et d'une tige provenant de germination. — Flot, *Recherches sur la structure comparée de la tige des arbres* (Rev. gén. de Bot., t. II, 1890).

gros arc libéroligneux à concavité tournée vers le haut : chez la branche, elle est plus étalée et l'arc vasculaire central moins courbé détache sur les côtés deux faisceaux. Les divers tissus des pétioles présentent des différences de même ordre que ceux des tiges ; seulement le bois possède chez le rejet des vaisseaux beaucoup plus gros et des rayons médullaires plus larges et cellulosiques. Quant au limbe, il a chez la feuille normale une ou deux assises de palissades bien différenciées, tandis que, chez la feuille du rejet, on ne trouve plus qu'une assise palissadique dont les cellules sont à peine plus profondes que larges.

7. Lycium barbarum.

Les rejets prennent naissance assez profondément dans le sol ; la végétation de la première année est donc représentée par une partie aérienne et une partie souterraine ; celle-ci mesure en moyenne deux décimètres ; elle est plus ou moins sinueuse et son écorce, qui se mortifie et s'exfolie de bonne heure, par suite de la formation d'un liège profond, lui donne un aspect crevassé et un diamètre irrégulier ; la partie aérienne, au contraire, est lisse et présente de faibles cannelures longitudinales ; la disposition des feuilles est souvent irrégulière ; à côté d'entre-nœuds très allongés, on peut trouver un groupe de trois à quatre feuilles se détachant presque au même niveau, par suite d'un arrêt de croissance des entre-nœuds correspondants ; enfin le rejet ne présente pas de rameaux la première année.

La branche et la tige primordiale présentent au contraire des côtes plus saillantes, correspondant aux insertions des feuilles ; la première donne naissance à des rameaux à développement limité se terminant en épines ; la seconde ne commence à donner de courts rameaux que vers l'extrémité ; ceux-ci ne sont pas épineux. Les feuilles présentent une forme et une dimension analogues sur les diverses tiges ; cependant, quand sur le rejet plusieurs feuilles se détachent

vers le même niveau elles sont particulièrement petites.

Les caractères anatomiques de la partie aérienne du rejet sont, par rapport à la branche : Un développement plus considérable de l'écorce, une formation très tardive du liège, (ce tissu n'existe que tout à fait à la base, tandis que sur la coupe moyenne d'une branche, on en compte déjà huit assises) ; une absence presque complète des cellules à granulations cristallines très abondantes chez la branche, surtout dans le liber secondaire et dans la moelle ; chez la pousse radicale, on en trouve un très petit nombre dans l'écorce, qui persiste longtemps, par suite de l'absence du liège.

Le liber secondaire n'est guère moins développé que dans la branche ; la différence porte surtout sur le liber périmédullaire, qui est moitié moins épais dans le rejet et s'étend en zone presque continue, tandis que chez la branche, mieux individualisé, ce liber forme de véritables faisceaux; ceux-ci composés de cellules très petites compriment le parenchyme médullaire et produisent à leur limite interne une zone d'écrasement, où les cellules sont détruites. Dans le drageon, le liber interne est faiblement collenchymateux et la zone d'écrasement très peu indiquée.

Quant au bois, ses vaisseaux sont plus localisés chez la branche et forment des arborisations vis-à-vis des faisceaux de liber interne ; chez le rejet, ils sont épars dans toute la couche et leur répartition quelconque paraît en rapport avec la localisation moins accentuée du liber interne.

Enfin la partie souterraine du rejet est caractérisée par la formation de deux assises productrices de liège; l'une, très précoce, sous-hypodermique, arrête bientôt son développement par suite de la différenciation de l'assise profonde normale. L'écorce et la moelle sont très développées et le liber interne ne forme plus qu'un faible bourrelet autour de la moelle.

8. Cratægus Oxyacantha.

Les rejets de cette plante sont fournis par les racines et donnent naissance à des tiges fort bien différenciées et présentant de bonnes conditions de durée ; elles deviennent beaucoup plus longues que les rameaux normaux et se distinguent par les grandes dimensions de leurs feuilles : celles-ci possèdent trois lobes principaux, deux latéraux et un terminal subdivisé lui-même en lobes secondaires ; chaque feuille est munie de deux grandes stipules présentant elles-mêmes plusieurs lobes incisés, dentés ; chaque stipule est presque aussi grande qu'une feuille normale. L'épiderme de la tige et des feuilles porte de nombreux poils tandis que l'épiderme de la branche est glabre.

Ces pousses ont une grande analogie avec celles qui se produisent dans les haies d'aubépine à la suite de la taille ; celle-ci en supprimant un grand nombre de bourgeons favorise la croissance de ceux qui restent par un apport de sève plus considérable ; c'est la production artificielle de ce qui arrive normalement pour les drageons.

Les bourgeons qui naissent à l'aisselle des feuilles donnent naissance aussi bien chez le rejet que chez la branche à des aiguillons, mais plus faibles chez le premier.

Si maintenant nous comparons la différenciation des tissus de la branche ou de la feuille, nous la trouvons à peu près identique chez les deux tiges ; le rejet possède un diamètre supérieur en rapport avec sa longueur, mais il le doit à un développement proportionnel des divers tissus plutôt qu'à la prédominance de certains d'entre eux. Par exemple, les dimensions de l'écorce et de la moelle, le rapport de l'épaisseur du liber à celle du bois, de l'épaisseur du tissu palissadique à celle du tissu lacuneux sont de même ordre de part et d'autre et les faibles différences observées pourraient passer complètement inaperçues, si les observations faites sur les espèces précédentes ne permettaient d'en prévoir le

sens. Cependant le sclérenchyme péricyclique est notablement moins développé chez le rejet.

Nous avons en somme affaire à des tiges dont la croissance exubérante et rapide est suivie d'une différenciation poussée presque aussi loin que chez la branche ; ce fait peut provenir soit de ce que les branches des arbustes ont une structure moins parfaite que celle des arbres, soit de ce que leurs drageons sont placés dans de meilleures conditions de développement ; les deux causes paraissent agir simultanément avec prédominance de la première.

9. Ligustrum vulgare.

Les rejets, abondants sur les racines qui circulent à fleur de sol, acquièrent sensiblement la même longueur que les branches de l'année, mais ils sont d'un diamètre plus considérable surtout aux entre-nœuds inférieurs ; ils portent des feuilles environ deux fois plus larges que les feuilles normales, moins épaisses et d'un vert plus clair. Les bourgeons axillaires sont bien différenciés, moins gros cependant que ceux de la branche. Les nœuds de celle-ci sont fortement renflés, tandis que le diamètre du rejet varie peu au point où se détachent les feuilles.

Au point de vue anatomique il n'y a pas de différence essentielle entre les deux tiges : les proportions des divers tissus restent les mêmes de part et d'autre avec de légères variations dans le sens de celles que j'ai déjà signalées. Le bois présente un retard de lignification assez accentué, même à la base de la tige. Quant à la feuille, son épaisseur chez le rejet n'est guère que les 2/3 de celle de la feuille normale ; les épidermes sont formés de cellules plus grandes chez le rejet, mais la différence est surtout sensible pour l'épiderme supérieur, composé de cellules à contours ondulés (Pl. II, fig. 7 et 8) ; le tissu palissadique ne comprend qu'une assise de cellules au lieu de deux comme chez la feuille normale, où il est deux fois plus épais ; quant

au tissu lacuneux, il présente la même épaisseur de part et d'autre, ce qui correspond à un développement proportionnel plus considérable chez le rejet.

Les exemples suivants sont relatifs à des espèces qui ne donnent pas de bourgeons radicaux; les rejets qu'elles forment, quoique d'origine différente, présentent cependant des caractères distinctifs du même ordre que ceux signalés jusqu'à présent.

10. Quercus Robur.

A. — Morphologie externe.

Tandis que le Chêne Tauzin et l'Yeuse présentent un abondant drageonnement des racines en dehors de toute exploitation, le Chêne Liège fournit rarement des rejets radicaux et le Chêne Rouvre n'en donne jamais (1). Quand on coupe l'arbre, en ne laissant subsister que la racine, l'individu est définitivement détruit; aussi recommande-t-on, dans la pratique, de laisser une partie de la base du tronc; on voit alors des touffes de rejets, comprimés les uns contre les autres, émerger à la périphérie de la section; d'autres au contraire sortent de terre et, si l'on recherche leur origine, on voit qu'ils proviennent de rameaux du tronc principal, gros, courts et demeurés souterrains.

Toutes ces tiges ont une croissance extrêmement rapide, un feuillage vert tendre et présentent les signes d'imperfection qui se retrouvent chez les rejets de racines : un diamètre rapidement décroissant de la base au sommet, des entre-nœuds allongés, des bourgeons mal différenciés ; les feuilles moins larges que les feuilles normales ont la plupart du temps une lobation grossière; les tiges sont vertes par

(1) Royer, *Loc. cit.*

suite de la tardiveté du liège. Ces rejets, comme ceux des peupliers, sont presque complètement détruits d'une année à l'autre ; ils ne subsistent que par la base, où quelques bourgeons plus vigoureux parviennent souvent à se développer; le même mode de destruction continuant plusieurs années de suite donne aux pousses du Chêne leur aspect buissonnant.

B. — Morphologie interne.

On sait que le liège est sous-épidermique chez le Chêne ; il a cette origine pour toutes les branches et même pour la tige primordiale, sauf, toutefois, dans la région tigellaire où il est profond ; il ne prend son origine sous-épidermique qu'à partir de la première feuille normale. Ce caractère se retrouve chez les rejets ; le liège y est profond aux entre-nœuds inférieurs, dans la région qui ne porte que des feuilles très rudimentaires ; l'assise génératrice subérophellodermique se rapproche progressivement de l'épiderme et devient plus haut sous-épidermique.

Les différences relatives au développement des divers tissus, observées chez les arbres décrits précédemment, se retrouvent chez le Chêne et même parfois particulièrement accentuées. Ce sont surtout relativement aux rejets: augmentation de l'épaisseur de l'écorce, collenchyme cortical formant une faible couche de cellules à parois peu épaisses, réduction des éléments de soutien, diminution du rapport de l'épaisseur du liber à celle du bois, développement moindre de la moelle.

Pour les feuilles, il est intéressant de comparer le développement des divers tissus du limbe chez le rejet, la branche normale et les tiges provenant de germinations âgées d'un an ou de deux ans. C'est ce qu'indique le tableau suivant :

	ÉPAISSEUR totale du limbe.	EPIDERME supérieur et inférieur au total.	TISSU lacuneux.	TISSU palissadique.
Rejet.....	128 μ	23 μ	72 μ	33 μ (1 assise).
Feuille de 1re année sur la tige primordiale..	146 μ	29 μ	72 μ	45 μ (1 assise).
Feuille de 2e année sur la même tige....	161 μ	30 μ	54 μ	77 μ [2 assises { 49 μ / 28 μ]
Branche normale.....	191 μ	26 μ	49 μ	116 μ [2 assises { 58 μ / 58 μ]

Les chiffres précédents nous montrent, comme nous l'avions déjà mis en évidence pour d'autres espèces, que les feuilles de la tige primordiale sont intermédiaires entre celles du rejet et celles de la branche normale; en parcourant le tableau dans le sens descendant, nous voyons une augmentation de l'épaisseur de la feuille au profit du tissu assimilateur, qui tend à se constituer en deux assises, sensiblement égales, occupant dans leur ensemble les 5/8 de l'épaisseur du limbe. Cette progression du tissu palissadique est corrélative d'une diminution dans les dimensions des cellules épidermiques, qui se cutinisent plus fortement et dans l'importance du tissu lacuneux.

Les pétioles des diverses feuilles se distinguent aisément sur des coupes pratiquées à la caractéristique (Pl. III, fig. 29, 30, 31). La caractéristique d'un pétiole de feuille normale de Chêne présente un anneau presque continu de sclérenchyme en forme d'ellipse aplatie (fig. 29); il est doublé d'un anneau de liber et d'un anneau de bois formés de faisceaux assez intimement soudés; à l'intérieur se trouve la zone dite médullaire, qui en réalité appartient au méristème vasculaire de la feuille et, par conséquent, est capable de différencier des éléments conducteurs; en effet, cette zone contient dans le pétiole normal décrit par Petit (1)

(1) Petit, *Loc. cit.*

un gros faisceau libéro-ligneux dont le bois est tourné vers le haut et le liber vers le bas. Ce faisceau se raccorde avec l'anneau qui l'entoure ; pour s'en rendre compte, il suffit de suivre la marche du système libéro-ligneux dans le pétiole ; nous constatons que l'anneau d'abord ouvert se ferme en se recourbant sur lui-même ; ses bords se replient vers l'intérieur et en se soudant forment un anneau externe entourant complètement le faisceau interne. C'est précisément la formation de ce faisceau interne qui permet de différencier les divers pétioles.

Chez le pétiole de la feuille née sur la tige primordiale (1re année) le faisceau intramédullaire se forme presque dès la base et à la caractéristique il a complètement disparu (fig. 30); chez le pétiole de la feuille normale ou même de la feuille de deuxième année, le faisceau intramédullaire se forme dans le dernier tiers du pétiole et il occupe presque tout l'espace médullaire à la caractéristique ; enfin, dans le pétiole du rejet (fig. 31) il commence à peine à se former à la caractéristique et n'est bien développé que dans la nervure médiane.

11. Syringa vulgaris.

Les branches qui naissent à la base des plants de lilas se trouvent souvent enterrées soit naturellement, soit artificiellement; elles s'adaptent alors au milieu souterrain, où elles végètent un certain temps en développant des racines adventives. A un moment donné, soit le bourgeon terminal, soit un ou plusieurs bourgeons axillaires se redressent en vertu d'un géotropisme négatif absolu et émergent du sol, donnant naissance à des pousses vigoureuses ; il en résulte de véritables marcottes.

J'ai été frappé de la morphologie spéciale de ces pousses qui apparaissent quelquefois assez loin du pied principal, par suite d'une longue période de végétation souterraine et des analogies qu'elles présentent avec les rejets radicaux

d'autres espèces. C'est qu'elles se trouvent placées dans des conditions de même nature, puisqu'elles ont à leur disposition outre le système absorbant de l'arbuste, celui que forment les racines adventives nées sur les branches qui les portent. J'ai donc comparé les marcottes aux branches de l'année, les deux tiges étant choisies sur le même rejet.

Le rejet atteint une longueur à peu près double de celle de la branche ; il a différencié sensiblement le même nombre de paires de feuilles de 10 à 11 ; ses entre-nœuds sont donc en moyenne deux fois plus longs ; la différence est surtout sensible pour les entre-nœuds moyens, car ceux des extrémités ont des longueurs comparables sur les deux tiges.

Les diamètres du rejet et de la branche mesurés à la base sont à peu près les mêmes, mais comme le diamètre diminue proportionnellement à la longueur, les derniers entre-nœuds du rejet sont beaucoup plus grêles que ceux de la branche.

Les feuilles sont en moyenne plus grandes que celles de la branche ; elles sont caractérisées par leur forme plus arrondie (Pl. II, fig. 5, 6), parfois plus large que longue, par leur limbe décurrent sur une partie du pétiole.

Les bourgeons axillaires sont peu développés sur la marcotte, quel que soit leur niveau ; alors que ceux de la branche se différencient d'autant mieux qu'ils appartiennent à un nœud plus élevé. Il arrive la plupart du temps que le bourgeon terminal avorte chez la branche ; les bourgeons axillaires de la dernière paire de feuilles sont alors très gros et fournissent l'année suivante une ramification dichotomique ; chez la marcotte ce fait est exceptionnel, le bourgeon terminal est bien différencié, les axillaires sont petits, et l'année suivante l'activité végétative est encore dirigée suivant l'axe principal.

Les caractères anatomiques de ces marcottes par rapport aux branches ne diffèrent pas de ceux que nous avons vus très accentués chez certains drageons. Il faut surtout signaler chez la marcotte et par rapport à la branche un plus grand

développement de l'écorce, une réduction de la moelle, et dans le nombre et la différenciation des fibres péricycliques ; chez la feuille, une moindre épaisseur du limbe et du tissu palissadique, un accroissement du tissu lacuneux et des dimensions de l'épiderme. La réduction du tissu palissadique ne porte pas sur le nombre de ses assises, mais sur leur forme ; il y a comme chez la feuille normale deux assises de palissades, mais elles sont presque moitié moins profondes ; signalons enfin dans la structure du pétiole l'ouverture plus considérable à la caractéristique de l'arc libéro-ligneux, qui est au contraire replié sur lui-même chez le pétiole normal.

12. Punica Granatum.

Les pousses naissent chez cette espèce à la base du tronc, sur la partie qui est enterrée. Elles se distinguent par la disposition des feuilles verticillées par trois avec alternance d'un verticille au suivant, alors que les branches ont les feuilles opposées, ce qui caractérise, chez les Myrtacées, la tribu des Punicées. Les rameaux axillaires se développent de bonne heure sur les rejets comme sur les branches et portent toujours, même chez les premiers, des feuilles opposées ; il y a donc retour rapide au type normal.

La disposition différente des feuilles donne aux tiges un aspect spécial ; la branche ne présente que deux cannelures limitées par quatre côtes tandis que le rejet est sillonné par trois cannelures limitées par six côtes ; enfin les feuilles du rejet sont d'un vert terne et plus grandes que les feuilles de la branche qui sont luisantes.

Au point de vue anatomique, les différences observées sont relatives plutôt à la marche du développement qu'à l'aspect définitif des tissus ; c'est ainsi que des coupes transversales, pratiquées dans les plus jeunes entre-nœuds, montrent chez la branche un développement du bois beaucoup plus considérable suivant les arcs qui correspondent

à l'insertion des feuilles et, chez le rejet, un développement à peu près uniforme sur toute la circonférence. Le péricycle, formé de plusieurs assises de cellules, donne naissance extérieurement à des îlots collenchymateux beaucoup mieux différenciés chez la branche, mais rapidement exfoliés par la formation du liège dans la région interne du péricycle. Ce tissu secondaire étant plus tardif chez le rejet, le collenchyme conserve plus longtemps son rôle et présente parfois çà et là des traces de lignification ; le liber interne acquiert de bonne heure une certaine épaisseur dans la branche, alors qu'il est à peine formé de quelques cellules périmédullaires chez le rejet.

RÉSUMÉ ET CONCLUSIONS GÉNÉRALES POUR LES VÉGÉTAUX LIGNEUX

En résumé, les rejets des végétaux ligneux, quelle que soit leur origine, tendent à prendre des caractères de plantes herbacées ; d'une manière générale, plus l'espèce considérée est ligneuse et plus les différences qui existent entre les rejets et les branches se trouvent accentuées ; très nettes chez les arbres, elles sont d'une observation plus délicate chez les arbustes et les plantes frutescentes.

Ces différences peuvent être considérées soit au point de vue du développement, soit au point de vue de la morphologie externe ou interne.

Les rejets ont un développement beaucoup moins régulier que les branches ; leur période végétative commence en général plus tard et se poursuit plus longtemps. Il en résulte une difficulté de comparaison que nous avons éludée, en ne considérant que des échantillons moyens ayant parcouru une période complète de développement. Les rejets ont une végétation exubérante, une croissance rapide ; la différenciation profonde des tissus est en retard sur la prolifération des cellules ; ce fait est particulièrement net relativement à la formation du bois secondaire, qui ne se lignifie que très tardivement.

Au point de vue de la morphologie externe, les rejets se distinguent :

1° Par leur longueur plus considérable qui correspond plutôt à un plus grand développement des entre-nœuds qu'à une augmentation de leur nombre ;

2° Par la faible différenciation des bourgeons en général et leur protection insuffisante ; souvent le bourgeon terminal est encore dissocié au moment des premières gelées et l'extrémité de la tige périt en pleine végétation. Les bourgeons axillaires, si l'on en excepte les plus inférieurs, sont en général très peu apparents ; l'activité de la plante se localise surtout sur l'axe principal, à un tel point que, chez le Lilas, par exemple, le bourgeon terminal subsiste au lieu d'avorter comme il arrive normalement chez la branche.

Les feuilles sont presque toujours plus grandes chez les rejets, de forme plus simple ; leur pétiole est plus court, leur limbe plus mince, de teinte plus claire ; elles possèdent des stipules plus développées et persistant plus longtemps.

Au point de vue de la morphologie interne, on peut dire que le rejet se caractérise par une différenciation moins profonde des tissus, en particulier des tissus de protection et de soutien. L'écorce est plus épaisse que celle de la branche, mais elle est plus homogène, contient peu ou point d'éléments scléreux, présente un liège tardif et peu abondant. Les fibres péricycliques sont moins nombreuses, moins différenciées et forment des groupes moins compacts. L'assise génératrice libéro-ligneuse donne une faible proportion de liber, au contraire, un bois abondant ; le bois présente toujours un aoûtement imparfait ; les vaisseaux y sont répartis plus uniformément que dans le bois de la branche ; ce fait est surtout évident chez les espèces où les vaisseaux sont normalement localisés. Enfin la moelle est presque toujours plus réduite chez le rejet.

Chez les espèces qui présentent des îlots libériens internes,

la réduction du liber externe par rapport à celui de la branche est faible : la différence de développement porte surtout sur le liber interne.

Il y a lieu de faire une mention spéciale pour la base de la tige, c'est-à-dire pour la région qui sépare la racine du premier nœud ; par sa position elle est un peu l'équivalent de l'axe hypocotylé d'une tige issue de germination et, de fait, on peut lui appliquer par rapport à la région caulinaire la plupart des caractères de la région tigellaire ; les différences de structure se produisent dans le même sens, mais pas toujours au même degré.

Parmi les caractères de la région tigellaire, que j'emprunte à M. Flot (1), ceux qui peuvent être énoncés pour la partie basilaire des tiges d'origine radicale sont :

1° L'apparition précoce du liège qui peut parfois naître plus profondément que dans la région caulinaire ;

2° Le grand développement de la zone parenchymateuse externe ;

3° Une différenciation moindre dans la zone externe de l'écorce ;

4° La grande réduction du sclérenchyme ;

5° Le grand développement du bois ;

6° La faible lignification des éléments ligneux ;

7° La réduction du diamètre de la moelle.

Si l'on pratique des coupes transversales de la tige, à l'intérieur même de la racine, on constate que tout à fait à la base, la moelle caractérisée par ses cellules isodiamétriques fait entièrement défaut ; le méristème du cylindre central, sous l'afflux de sève, s'est d'abord différencié en éléments allongés dans le sens longitudinal, comparables à ceux de la région périmédullaire. Les éléments conducteurs se forment un peu partout et sans ordre régulier et les formations secondaires entrent presque immédiatement en jeu. Un peu plus haut apparaissent au centre de la tige

(1) Flot, *Recherches sur la structure comparée de la tige des arbres* (Rev. gén. de Bot., t. II, 1890).

quelques cellules vraiment médullaires, mais la moelle ne prend que lentement ses dimensions définitives.

La feuille se distingue par un tissu palissadique moins épais, formé d'éléments moins différenciés; par un tissu lacuneux abondant et peu dense; enfin l'épiderme présente des cellules plus grandes que celui de la feuille normale; l'épiderme de la face supérieure est aussi moins différent de celui de la face inférieure.

Ces divers caractères correspondent tous à une simplification; la structure générale d'un rejet peut donc être considérée comme représentant un état de régression; l'observation de diverses espèces d'un même genre (cas des peupliers) nous a montré une tendance vers un type simple commun; sans vouloir en tirer de conséquence trop précise, ne peut-on voir là un retour convergent vers une forme ancestrale?

La jeune plante d'un an, issue de semis, tient le milieu par ses caractères de forme et de structure entre la branche normale et le rejet; elle a plutôt le port général et la morphologie externe du rejet; elle est presque aussi perfectionnée au point de vue anatomique que la branche; on pourrait la définir comme un rejet mieux conformé pour se perpétuer.

Les caractères tirés de la feuille chez la plante en germination sont particulièrement intéressants; ils sont bien franchement intermédiaires au point de vue de la taille et de la forme des cellules épidermiques, du développement et de la différenciation des tissus palissadique et lacuneux.

Enfin les caractères des rejets résultent, non pas de l'origine même de la tige, radicale ou autre, mais de l'ensemble des conditions particulières de nutrition où ces rejets sont placés.

En résumé, les rejets des végétaux ligneux peuvent être rapprochés de ceux des plantes herbacées à bourgeons radicaux expectants ou accidentels; ils offrent certes une diffé-

renciation moins rudimentaire, mais ils sont encore loin d'atteindre à la perfection des branches normales.

CHAPITRE III

PLANTES HERBACÉES A BOURGEONS RADICAUX NORMAUX ET ÉVOLUANTS

Chez les plantes étudiées précédemment, les bourgeons radicaux apparaissaient en somme comme des formations peu normales, souvent rudimentaires, comme une sorte de pis aller, permettant dans certains cas, et d'une façon plus ou moins précaire, la conservation de l'individu. Chez d'autres espèces, ils deviennent au contraire des organes fondamentaux sinon indispensables. C'est ce qui arrive, par exemple, chez *Linaria vulgaris* et *Linaria striata*, où toutes les tiges florifères sont issues des racines ; l'individu ne possède chez ces espèces aucun autre organe lui permettant de se survivre et la tige primordiale elle-même disparaît rapidement pour céder la place aux tiges issues des racines seules fertiles.

On ne trouve guère dans la nature de types absolument tranchés, sans intermédiaires ; ce fait général est vérifié en particulier dans le cas qui nous occupe, comme nous le verrons, par les exemples décrits. L'*Euphorbia silvatica* fournit une transition très naturelle ; les bourgeons radicaux peuvent demeurer expectants pendant plusieurs années. La tige normale ne fleurit guère qu'au bout de trois à quatre ans après avoir fourni chaque année une rosette de feuilles ; à cette époque, l'existence de la plante serait terminée, si des bourgeons radicaux ayant évolué entre temps, ne fournissaient de nouvelles tiges amenant successivement de nouvelles floraisons.

Le caractère commun de toutes les plantes de ce deuxième groupe, c'est de présenter des bourgeons radicaux à évolution constante et complète, c'est-à-dire fournissant des tiges

fertiles. Nous pouvons les ramener à trois types bien caractérisés en faisant abstraction des détails d'ordre secondaire qui varient d'une espèce à l'autre.

Le premier type sera celui de *Linaria vulgaris*. Ce qui le caractérise, c'est que la tige primordiale, c'est-à-dire celle issue de la gemmule, est stérile ; les tiges issues des bourgeons radicaux sont seules fructifères. Dans le deuxième type, représenté par le *Sonchus arvensis*, la tige primordiale est fertile ainsi que les tiges d'origine radicale ; enfin le troisième type présente outre les tiges précédentes des tiges issues soit de rhizomes (*Campanula rotundifolia*), soit de souches (*Hypericum perforatum*) également fertiles.

I

PLANTES NE POSSÉDANT EN DEHORS DE LA TIGE PRIMORDIALE QUE DES TIGES ISSUES DES RACINES

1. Linaria vulgaris. — Linaria striata.

A. — Morphologie externe.

Parmi les plantes qui possèdent la propriété de se multiplier par bourgeons radicaux, il en est pour lesquelles ce mode de multiplication est non seulement normal, mais obligatoire, car, chez elles, les tiges qui ne présentent pas une origine radicale, ont une existence éphémère, un développement limité ; elles disparaissent toujours avant d'avoir pu fleurir. Ce cas se trouve réalisé, par exemple, chez certaines espèces vivaces de Linaires, en particulier chez *Linaria vulgaris* et *Linaria striata* ; le bourgeonnement des racines se montre chez ces espèces des plus précoces et d'une activité remarquable.

J'avais été frappé par ce fait, que les tiges fleuries, qu'on rencontre dans la nature, tirent toujours leur origine de racines et qu'il en est de même de toutes les tiges, fertiles ou non, qu'on trouve à un moment un peu avancé de la saison. Ce n'est que tout à fait au printemps, au moment

où les graines viennent de lever, qu'il m'a été possible de recueillir quelques rares tiges provenant manifestement de germinations; elles étaient toujours très grêles, mesurant quelques centimètres à peine, munies seulement de quelques paires de feuilles opposées, plus ou moins couchées sur le sol. Les tiges en question résultaient évidemment du développement de la gemmule, comme le prouvaient la présence des cotylédons de forme caractéristique et, déjà, il était facile de voir surgir de la base de chacune d'elles, des bourgeons vigoureux issus de l'axe hypocotylé.

Quelques semaines plus tard, on peut chercher en vain dans les touffes de Linaires, assez fournies déjà, des tiges à feuilles opposées : celles-ci ont disparu et les tiges qu'on trouve alors sont dressées, beaucoup plus vigoureuses et portent soit des feuilles verticillées, comme chez *L. striata*, soit des feuilles éparses, comme il arrive normalement chez *L. vulgaris* : ce sont ces tiges durables qui doivent poursuivre leur évolution et dont la plupart donneront des fleurs et des fruits. L'atrophie précoce de l'axe primaire chez certaines Linaires a déjà été signalée par Royer (1), mais sans que cet auteur ait décrit les phases successives du bourgeonnement des racines.

Désirant suivre le développement des jeunes plants, j'ai dû, à plusieurs reprises, faire des semis de Linaires; j'ai pu constater d'abord, sur l'ensemble de mes expériences, la stérilité d'un grand nombre de graines, fait qui semble devoir être rapproché de la multiplication intense de la plante par le moyen de ses racines. La corrélation entre ces deux faits paraîtra plus naturelle, si l'on songe à la dépense considérable d'éléments élaborés, nécessaire à la croissance des nombreux rejets : la formation de nouvelles pousses, se poursuivant pendant toute la saison, ne peut qu'être défavorable à la formation des réserves de la graine.

(1) Royer, *Flore de la Côte-d'Or*.

J'ai d'ailleurs remarqué souvent que les plants de Linaires poussant dans un sol très meuble fournissent beaucoup moins de fleurs que ceux qui végètent dans des terrains compacts, c'est, qu'en même temps, le bourgeonnement radical atteint là son maximum d'intensité.

Considérons, en particulier, une plante issue de graine de *L. striata* : à peine la tige principale a-t-elle étalé ses cotylédons et sa première paire de feuilles que l'axe hypocotylé commence à pousser des bourgeons sur son tiers inférieur; la formation de ces bourgeons progresse de la tige vers la racine avec une grande rapidité; bientôt, l'axe hypocotylé en est couvert à la base; d'autres bourgeons se montrent déjà sur la racine, se succédant toujours dans le sens descendant; cependant les radicelles se sont développées et sont saisies à leur tour de la même activité. L'axe principal, qui primitivement était vertical, en parfaite continuité avec l'axe hypocotylé et le pivot, et se raccordait insensiblement à ces organes, se trouve peu à peu déjeté latéralement, devient en quelque sorte rampant, tandis que la partie bourgeonnante de l'hypocotyle et de la racine grossit rapidement; cette région prend la plupart du temps, par suite de sa croissance irrégulière, une direction plus ou moins horizontale qui facilite encore l'émission de tiges adventives.

Les diverses tiges peuvent être numérotées d'après l'ordre de leur apparition; le n° 1 désignera la tige issue de la gemmule; les autres porteront les n^{os} 2, 3, 4, etc., dans le sens descendant; on peut poser en règle générale qu'au point de vue tant morphologique qu'anatomique, la différenciation est d'autant plus profonde qu'on s'adresse à une tige d'ordre plus élevé. Le fait est particulièrement net pour les premières tiges, mais les différences s'atténuent à mesure qu'on compare des tiges d'ordre plus élevé.

Un plant de *L. striata*, âgé de quelques semaines, possède par exemple, une tige primordiale n° 1 à feuilles opposées, des tiges 2, 3, 4 issues de l'axe hypocotylé por-

tant des verticilles de 3 feuilles ; des tiges 5, 6, 7, 8, 9, 10 d'origine hypocotylée portant des verticilles de 4 feuilles, des tiges 11, 12, 13 d'origine radicale à feuilles verticillées par quatre. Un peu plus tard se développent sur l'ensemble du système radical des tiges à feuilles verticillées par quatre ou cinq ; ce sont là les tiges définitives qui acquerront un développement complet et sont susceptibles de fructifier ; elles portent généralement vers leur extrémité des feuilles éparses. Les tiges d'ordre inférieur périssent en général rapidement, comme c'est toujours le cas pour la tige primordiale ; lorsqu'elles subsistent elles n'ont qu'une chétive végétation et ne donnent de fleurs que tout à fait exceptionnellement ; il est d'ailleurs impossible, *a priori*, de fixer sur un individu la limite entre les tiges stériles et les tiges fertiles, car cette limite peut varier avec une foule de circonstances.

Les jeunes plants de *L. vulgaris* se comportent de la même façon ; la tige primordiale a les feuilles opposées, les suivantes portent des feuilles verticillées par trois ou par quatre ; mais on aboutit assez rapidement à des tiges portant des feuilles éparses.

Certaines tiges d'ordre inférieur, bien qu'ayant une végétation limitée, présentent cependant des ramifications ; les rameaux peuvent alors être assimilés à des tiges d'ordre supérieur d'une unité et, de fait, ils présentent souvent un arrangement plus compliqué de leurs feuilles ; une tige à feuilles ternées fournira par exemple un rameau à feuilles verticillées par quatre.

Il faut enfin observer que la disposition des feuilles sur les tiges des divers ordres n'est pas immuable ; ce qui reste constant, c'est le sens de la complication suivant l'ordre numérique croissant ; mais cette complication peut être plus ou moins rapide. Si la tige primordiale est la seule en général à porter des feuilles opposées, on peut cependant observer parfois la même disposition chez les tiges d'ordre 2 ou 3 ; mais, alors, elle n'est réalisée que pour les nœuds

de la base et les feuilles ternées apparaissent un peu plus haut (Pl. I, fig. 5).

Je me suis demandé ce que deviendraient les tiges d'ordre inférieur, si on les forçait à se développer en supprimant systématiquement tous les autres bourgeons; il était surtout intéressant de conserver l'axe primaire et les tiges à verticilles ternés. L'expérience, très simple en principe, présente cependant quelques difficultés; elle exige une surveillance constante, car l'activité des racines, déjà si considérable naturellement, est encore accrue par le sectionnement des jeunes bourgeons. Chaque jour, de nouveaux rejets apparaissent à la surface du sol, il faut les détruire avec précaution, en évitant d'endommager le système radical; si l'on cesse d'observer la plante pendant quelques jours, les jeunes bourgeons se développent très vite, détournent toute la sève à leur profit et font périr la tige que l'on désirait conserver. Même avec tous les soins désirables, la végétation de la tige privilégiée est très précaire, car elle est contrariée par la formation des jeunes tissus que l'on supprime chaque jour et qui s'édifient sans cesse; il en résulte en somme un développement très lent pour la partie conservée.

Les résultats obtenus ont été peu satisfaisants; je n'ai jamais pu, par ce procédé, obtenir la floraison des tiges d'ordre inférieur et la tige primordiale n'a jamais fourni de rameaux. Des expériences faites pendant trois années consécutives sur *L. vulgaris* et *L. striata* m'ont conduit à la même conclusion: les tiges privilégiées acquièrent simplement un développement végétatif plus considérable que celui qui leur est accoutumé. Dans une expérience qui dura quatre mois et demi et prit fin au mois de novembre, j'ai obtenu chez *L. vulgaris* une longueur de l'axe primordial atteignant à peine 2 décimètres; la plante possédait onze entre-nœuds portant des feuilles opposées, à l'exception des deux derniers dont les feuilles étaient ternées (Pl. I, fig. 4). J'ai pu aussi observer assez souvent le passage direct,

aux entre-nœuds supérieurs, des feuilles opposées aux feuilles éparses, sans trouver la disposition verticillée intermédiaire. La tige était restée grêle, ses feuilles étaient plus larges que les feuilles ordinaires de la Linaire, quoique peu à peu elles tendissent vers la forme linéaire ; la racine restée sur le prolongement de l'axe principal avait conservé le même diamètre que lui.

La multiplication des Linaires par bourgeons radicaux peut atteindre des proportions remarquables, lorsque la plante est cultivée dans un sol fertile et bien labouré ; le système radical se développe alors dans toutes les directions ; les radicelles cheminent à de grandes distances horizontales et se recouvrent d'une véritable forêt de tiges. Pour n'en citer qu'un exemple, une graine semée au printemps dans un bon terrain, bien fumé, avait fourni, à la fin de la saison, un individu couvrant plusieurs mètres carrés au moyen de centaines de tiges ; mais, comme je le disais plus haut, cette végétation s'était produite aux dépens de la formation des organes reproducteurs.

B. — Morphologie interne.

D'une manière générale la tige, à l'inverse de la racine, est caractérisée par le plus grand développement du cylindre central, par rapport à l'écorce ; j'ai donc pensé qu'on pouvait considérer comme un bon élément d'appréciation pour la différenciation des tiges des divers ordres, chez la même espèce, le rapport du diamètre du cylindre central à l'épaisseur de l'écorce. Le tableau suivant indique les mesures effectuées chez *L. striata* sur les différentes tiges, à divers entre-nœuds.

TIGES.	ENTRE-NŒUDS.	ÉPAISSEUR de l'écorce.	DIAMETRE du cylindre central.	RAPPORT du diamètre à l'épaisseur.
Tige primordiale.	1er entre-nœud..	168 μ	434 μ	2,58
	2e entre-nœud..	140 μ	392 μ	2,80
	4e entre-nœud..	126 μ	350 μ	2,88
Tige à feuilles verticillées par 3	1er entre-nœud..	224 μ	840 μ	3,14
	2e entre-nœud..	203 μ	784 μ	3,75
	3e entre-nœud..	168 μ	728 μ	3,86
Tige à feuilles verticillées par 4	1er entre-nœud..	196 μ	742 μ	3,77
	2e entre-nœud..	168 μ	728 μ	4,33
	3e entre-nœud..	140 μ	630 μ	4,50
Pousse sur radicelle.	1er entre-nœud..	238 μ	924 μ	3,88
	2e entre-nœud..	203 μ	868 μ	4,27
	3e entre-nœud..	168 μ	826 μ	4,90
Tige d'ordre très élevé fleurie.	1er entre-nœud..	336 μ	1610 μ	4,79
	2e entre-nœud..	294 μ	1526 μ	5,29
	15e entre-nœud.	140 μ	1260 μ	9,00

Il en résulte que :

1° L'augmentation du rapport entre le diamètre du cylindre central et l'épaisseur de l'écorce est en relation avec la différenciation plus complète de la tige.

2° Dans les diverses tiges le rapport croît de la base au sommet;

3° Plus la tige considérée est d'ordre élevé, plus le rapport moyen est considérable et plus haute est sa limite.

Quand on effectue les mêmes mesures pour d'autres espèces de Linaires d'organisation moins élevée, en particulier pour les espèces annuelles, le rapport devient infé-

rieur à tous les chiffres qui figurent dans le tableau et peut même être moindre que l'unité.

La tige issue de la gemmule présente un épiderme peu cutinisé, à parois radiales très minces ; l'écorce est formée d'une zone externe contenant de la chlorophylle, constituée par trois assises de petites cellules arrondies, laissant entre elles des méats et même des lacunes, et d'une zone interne constituée par quatre assises (y compris l'endoderme) de cellules grandes, à parois minces et ne laissant entre elles que de petits méats.

Le péricycle présente de place en place des îlots de quelques cellules collenchymateuses ; c'est à peine si, à la base de l'axe primaire, on trouve une esquisse de formations secondaires ; quelques cloisonnements apparaissent çà et là, mais la durée éphémère de la tige laisse rarement le temps à la faible couche de méristème de se différencier. Dans les expériences où la tige primaire est conservée seule, la différenciation des tissus peut être poussée plus loin ; le péricycle subit un commencement de lignification et l'on peut voir se former des éléments vasculaires secondaires ; la moelle elle-même se sclérifie dans sa région externe, ce qui n'arrive pas normalement.

Une tige d'ordre élevé nous montre au contraire un épiderme à cellules plus petites, parois plus épaisses, mieux cutinisé ; une écorce plus homogène, où la couche interne, qui ne renferme pas de chlorophylle, est formée d'éléments de taille comparable à ceux de la couche externe ; toutes les cellules de l'écorce présentent un aplatissement tangentiel et la couche assimilatrice conservant une épaisseur à peu près constante, la réduction de l'écorce se produit presque exclusivement aux dépens de la zone interne ; celle-ci peut même se réduire à une seule assise. Le péricycle présente des cellules lignifiées à parois épaisses ; les formations secondaires deviennent abondantes et la moelle se sclérifie parfois complètement.

Les tiges intermédiaires, en particulier celles qui portent

des feuilles régulièrement verticillées, présentent des caractères de transition entre les deux types précédents; il n'est pas nécessaire d'y insister davantage.

Je décrirai cependant la disposition des faisceaux libéro-ligneux chez les diverses tiges, car elle offre une généralisation intéressante.

1° *Tiges à feuilles opposées* (Pl. III, fig. 34 à 37). — Dans la tige primordiale à feuilles opposées, le nombre normal des faisceaux est de quatre A,B,C,D, ils sont larges et presque égaux, dans une coupe faite environ au tiers inférieur d'un entre-nœud, c'est-à-dire dans la région où les faisceaux passés dans les feuilles immédiatement inférieures ont été reconstitués (fig. 34); nous voyons ensuite les deux faisceaux A et B se diviser chacun en trois fascicules A_1,A_2,A_3, B_1,B_2,B_3 qui s'écartent de plus en plus, tandis que les faisceaux C et D deviennent moindres, s'écartent du centre et finalement passent dans la paire de feuilles immédiatement supérieure (fig. 35, 36). Après avoir dépassé le nœud correspondant, les faisceaux C et D ont disparu, les six fascicules provenant de A et B occupent les sommets d'un hexagone régulier. Le faisceau C est alors reconstitué par la soudure de A_3 avec B_1 et le faisceau D par la soudure de B_3 avec A_1; quant aux faisceaux A_2 et B_2 ils grossissent jusqu'à atteindre la taille de A et B; nous sommes dès lors revenus au type initial à quatre faisceaux A',B',C',D' (fig. 37); les rôles des deux groupes de faisceaux vont être intervertis. A' et B' vont passer dans les feuilles suivantes et seront régénérés par des ramifications de C' et D'; nous voyons donc que suivant le niveau de la coupe on peut trouver quatre, six ou huit faisceaux.

2° *Tiges à feuilles ternées* (Pl. III, fig. 38 à 41). — Le nombre normal des faisceaux est de six; sur une coupe faite environ au tiers inférieur d'un entre-nœud, ces faisceaux sont sensiblement égaux et peuvent être divisés en deux groupes A,B,C; D,E,F. Bientôt les trois faisceaux A,B,C s'accroissent plus que les autres, puis se subdivisent chacun en

trois fascicules A_1,A_2,A_3, etc.; en même temps la taille de D,E,F diminue et l'on trouve, un peu plus haut, répartis sur une circonférence, douze petits faisceaux. Au nœud immédiatement supérieur les faisceaux D,E,F passent dans les feuilles et les neuf faisceaux restants se répartissent au sommet d'un polygone régulier, puis les faisceaux A_3,B_1; B_3,C_1; C_3,A_1 se soudent deux à deux après s'être rapprochés et donnent D',E',F' faisceaux de remplacement de D,E,F; dès lors les six faisceaux sont reconstitués et les deux groupes intervertissent leurs rôles; il y a donc dans cette tige suivant le niveau six, neuf ou douze faisceaux.

3° *Tiges à feuilles verticillées par 4, par n.* — La même série de transformations se retrouve dans une tige portant des feuilles verticillées par 4, avec huit faisceaux comme point de départ; le nombre minimum des faisceaux est donc de huit, le nombre maximum de seize.

Ces conclusions peuvent être généralisées pour une tige où les verticilles comprendraient un nombre n de feuilles; le nombre minimum des faisceaux est alors $2n$, le nombre maximum $4n$; un peu au-dessus d'un nœud, nous trouvons $2n$ faisceaux sur lesquels n se divisent chacun en trois fascicules, ce qui produit $4n$ faisceaux; les n faisceaux restés intacts passent dans les feuilles; il en reste $3n$, sur lesquels $2n$ se soudent deux à deux pour régénérer les n disparus, etc.

On peut parfois trouver des faisceaux supplémentaires, mais ils proviennent du dédoublement des faisceaux fondamentaux et n'existent que sur un segment de tige; ces irrégularités ne peuvent porter atteinte à la règle précédente.

4° *Tiges à feuilles éparses* (Pl. III, fig. 42 à 44). — La course des faisceaux est beaucoup moins nette dans les tiges d'ordre supérieur, qui portent les feuilles éparses. Le nombre des faisceaux qu'on observe sur une coupe transversale est variable, il oscille entre dix et quinze. Ces faisceaux sont sensiblement égaux et paraissent équivalents. Considérons, par exemple, un entre-nœud présentant

quatorze faisceaux A,B..., O. Au point où se détache une feuille, un faisceau A passe dans le pétiole ; auparavant on observe une subdivision plus ou moins nette de chacun des faisceaux voisins B,O en trois fascicules B_1,B_2,B_3, O_1,O_2,O_3. Quand le faisceau A a complètement disparu les faisceaux B_1,O_3 se rapprochent, se soudent et reforment un faisceau A' ; en même temps les deux autres fascicules de chacun des groupes B et N se reconstituent en faisceaux uniques B' et N'. Le nombre des faisceaux est donc conservé.

Les observations précédentes m'ont amené à comparer entre elles les diverses espèces de Linaires de nos pays. J'ai été frappé de ce fait que les espèces non vivaces, telles que *L. spuria* et *L. Elatine*, rappellent par la forme et la disposition des feuilles la tige primordiale des espèces vivaces, que j'ai précédemment décrites. En effet, nous avons observé chez *L. vulgaris* et *L. striata* que la tige primordiale porte des feuilles opposées ; le limbe de ces feuilles est d'ailleurs moins linéaire que chez les rejets d'ordre élevé ; bientôt se développent des bourgeons adventifs hypocotylés, puis radicaux ; en même temps que les feuilles affectent une disposition plus compliquée d'abord par verticilles, puis en devenant éparses, leur forme devient de plus en plus linéaire. Chez les espèces non vivaces, nous en restons presque au premier stade ; les feuilles sont grandes, à limbe arrondi, pétiolé, leur disposition, régulièrement opposée à la base, devient alterne vers l'extrémité et c'est précisément ce que nous avons observé, lorsque nous conservions seule, par exemple, la tige initiale de *L. vulgaris.*

Puis nous trouvons des types intermédiaires : chez *L. supina* il n'y a plus que des bourgeons hypocotylés et l'on arrive aux feuilles linéaires sessiles à disposition éparse en passant par l'intermédiaire des verticilles. Chez *L. arvensis*, il n'y a plus de bourgeons adventifs et l'on passe sur la même tige par tous les intermédiaires pour la forme et

la disposition des feuilles ; enfin, chez *L. minor*, les feuilles définitives sont lancéolées, presque sessiles et leur disposition d'opposée devient éparse, sans passer par la transition du verticille.

2. Euphorbia Cyparissias.

Tandis que, chez les *Euphorbia silvatica*, les bourgeons radicaux demeurent très longtemps expectants, chez *E. Cyparissias*, ils évoluent aussitôt formés et constituent pour cette espèce un mode de multiplication presque aussi intense que chez *L. vulgaris*. Seulement, dans le cas qui nous occupe, à côté des tiges radicales, qui sont les plus nombreuses dans la nature, nous trouvons des tiges provenant directement de la gemmule qui se développent pendant toute la saison. Les plantes issues de germination n'abondent cependant pas, car les inflorescences sont très sujettes aux attaques des parasites et restent stériles et, d'autre part, les graines perdent facilement leurs propriétés germinatives.

La jeune plante issue de graine différencie au-dessus des cotylédons trois à quatre paires de feuilles opposées plus larges que les feuilles normales; puis, la gemmule continuant à fonctionner, donne bientôt une assez longue tige portant des feuilles éparses et linéaires comme celles des rejets ; les premières feuilles de la base tombent de bonne heure et alors rien dans la forme ou la disposition des feuilles ne caractérise plus la tige primordiale ; elle se distingue encore par son port général, car elle n'est que très rarement ramifiée.

On trouve quelquefois à sa base quelques jeunes tiges provenant des bourgeons de l'axe hypocotylé ou même de la racine principale; la ramification est, au contraire, à peu près constante chez les rejets; un certain nombre de bourgeons axillaires, groupés dans une même région de la tige, se développent et fournissent un ensemble de rameaux rappelant l'aspect d'un corymbe ; les rameaux de premier

ordre en portent souvent à leur tour et la plante prend alors l'aspect d'un petit arbre dont le tronc serait formé par la partie inférieure de la tige principale et la cime touffue par toute la partie ramifiée ; quelquefois la ramification est tout à fait basilaire ; les rameaux de premier et même de second ordre sont alors aussi développés que la tige principale ; il en résulte un véritable bouquet de tiges.

Les bourgeons radicaux sont très précoces chez la plante venue de graine ; mais ils n'évoluent que peu ou point la première année ; ils n'interviennent, pour la conservation de l'individu, que les années suivantes et ce rôle leur est alors uniquement réservé ; apparaissant d'abord sur le pivot, ils gagnent peu à peu les radicelles de tout ordre.

Les tiges issues de racines se distinguent comme toujours des tiges primordiales par la réduction de l'écorce et la grande dimension du cylindre central ; leurs autres caractères consistent dans le développement plus considérable du péricycle qui contient des îlots sclérifiés importants, séparés par du parenchyme extrêmement riche en laticifères ; ceux-ci sont de section beaucoup plus considérable que chez la tige primordiale et tranchent par leur taille sur les cellules voisines dans une coupe transversale ; il s'en trouve également de grande dimension au sein du liber ; enfin la moelle contient des réserves amylacées très abondantes.

La racine subit, par réciprocité, l'influence des tiges qu'elle porte. J'ai déjà signalé la destruction complète de la racine mère autour de la tige radicale qui se nourrit alors au moyen de racines adventives (*Pulmonaria angustifolia*, *Inula britannica*). Il arrive aussi parfois que la racine mère subsiste, au contraire, de part et d'autre de la tige à laquelle elle a donné naissance ; ce cas ne s'observe guère que lorsque la même racine porte des tiges assez rapprochées ; enfin, et c'est là le cas le plus général, la racine dégénère dans sa partie antérieure par rapport au bourgeon radical et continue à s'accroître dans la région postérieure.

Ce cas est réalisé d'une façon très frappante chez *E. Cyparissias* (Pl. I, fig. 3). M. Astruc, qui a bien voulu, sur mes indications, doser l'acidité des deux régions de la racine situées de part et d'autre de la tige, a trouvé, chez cette espèce et quelques autres, une acidité bien marquée dans la partie postérieure, tandis que la partie antérieure est neutre ou même légèrement alcaline. Le point de départ de cette asymétrie dans le développement de la racine réside dans un raccord vasculaire initial asymétrique entre le bourgeon et la racine; le raccord se produit presque uniquement avec la région postérieure qui, par suite, bénéficie à peu près exclusivement des matières élaborées par la tige.

Par suite de cet accroissement unilatéral, la partie postérieure de la racine finit par se mettre sensiblement dans le prolongement de la tige.

Si l'on pratique des coupes dans la racine de part et d'autre de la pousse radicale, on obtient des sections comparables au point de vue de l'âge, mais de dimensions très différentes. Sur la coupe antérieure, le développement des formations secondaires a à peine progressé depuis la naissance du bourgeon; on aperçoit encore le liber primaire qui n'est pas complètement écrasé et les faisceaux ligneux primaires sont encore bien distincts. Au contraire, sur la coupe postérieure, on observe un anneau très épais de formations secondaires qui, d'une part, ont à peu près écrasé le liber primaire, et ont, d'autre part, fortement rapproché les faisceaux ligneux primaires vers le centre. Par différence, on peut se rendre à peu près compte de la croissance de la racine depuis le début du développement du bourgeon.

3. Convolvulus arvensis.

A. — Morphologie externe.

L'évolution de cette plante présente de notables différences avec le cas de la Linaire; les principales consistent

dans la persistance de la tige primordiale et dans une activité beaucoup moindre des racines, pendant toute la première période de végétation. Une graine levée au printemps fournit à la fin de la saison une petite plante en forme de touffe. A peine les cotylédons se sont-ils épanouis, que les bourgeons situés à leur aisselle commencent à se développer; ils évoluent immédiatement en tiges feuillées, qui croissent concurremment avec la tige primordiale, sans prendre cependant la prédominance; quelquefois d'autres bourgeons des nœuds inférieurs de l'axe primaire se développent également; toutes ces tiges sont volubiles et, si elles ne rencontrent pas de support, elles traînent à terre dans toutes les directions. Quant au système radical, il ne fournit pas de pousse aérienne la première année.

Les cotylédons sont cordiformes à l'extrémité; on trouve ensuite, à partir de la base de l'axe principal, des feuilles de forme générale ovale, puis des feuilles faiblement auriculées; peu à peu, les appendices de la base s'accusent et l'on passe avec transition à la forme définitive; les feuilles des rameaux sont plus petites que celles de l'axe principal. Dès la seconde année, les bourgeons radicaux interviennent, ils se forment d'abord sur les radicelles; les tiges qu'ils fournissent donnent naissance à des racines adventives souvent fort longues qui bourgeonnent à leur tour, et ainsi de suite; peu à peu, le système radical s'enfonce plus profondément, jusqu'à ce qu'il ait atteint un niveau d'environ 45 centimètres au-dessous de la surface. C'est à cette profondeur moyenne que naissent le plus généralement les bourgeons radicaux; les tiges qu'ils fournissent prennent immédiatement la direction verticale, mais en décrivant des sinuosités; par suite du chemin considérable que le bourgeon terminal doit effectuer avant d'émerger du sol, il est rare qu'il ne périsse pas avant d'y parvenir; il est alors remplacé par un ou plusieurs bourgeons axillaires; ceux-ci subissent souvent le même sort et le même phénomène peut se reproduire trois ou quatre fois de suite. Les tiges

qui parviennent à émerger sont donc les dernières ramifications d'une sorte de sympode souterrain qui tire son origine première d'une racine. La racine qui donne naissance à une tige périt d'ailleurs dans la région antérieure à cette tige, c'est-à-dire du côté le plus âgé.

Le bourgeon arrivant au niveau du sol produit une touffe assez semblable à celle fournie par la tige primordiale, mais formée de tiges plus nombreuses et plus développées; à l'aisselle des cinq à six feuilles inférieures, poussent en effet des rameaux vigoureux qui dépassent souvent l'axe principal. A la base de ces tiges, on trouve quelques très petites feuilles rappelant les cotylédons par leur forme cordée à l'extrémité, mais présentant souvent des auricules, puis des feuilles ovales, auriculées ou non, avec transition, enfin des feuilles sagittées plus étroites et plus aiguës que celles de la tige primordiale.

B. — Morphologie interne.

La différenciation des tissus est plus profonde chez la tige aérienne, d'origine sympodique, que chez la tige primordiale.

La première offre, par rapport à la seconde, les différences suivantes :

Elle présente trois côtes très saillantes formées par des cellules corticales très collenchymateuses, un épiderme à cellules très rarement en forme de papilles, une écorce relativement moins développée; dans cette écorce, la zone externe est assimilatrice; la zone interne légèrement collenchymateuse ne contient pas de chlorophylle, les dimensions des cellules des deux zones sont à peu près de même ordre : chez la tige primordiale, au contraire, la zone interne est formée de grandes cellules à parois minces. Le péricycle possède quelques paquets de cellules sclérifiées vis-à-vis des faisceaux primaires au lieu de cellules de simple collenchyme. La couche des formations secondaires est irré-

gulière ; elle présente, d'une manière très nette, trois zones plus épaisses correspondant aux côtes de l'écorce ; les plus grands vaisseaux y sont localisés; le bois est dans son ensemble beaucoup plus développé par rapport au liber; le liber normal ne subit guère de variation, mais le liber interne forme, chez la tige d'origine radicale, des faisceaux beaucoup plus gros, surtout si l'on considère ceux qui correspondent aux zones d'épaisseur maxima pour les formations secondaires.

4. Cirsium arvense.

Cette plante présente une évolution très comparable à la précédente. La première année, la plante issue de graine ne présente généralement pas de bourgeons radicaux; s'il en apparaît sur la racine principale, ils restent expectants. Après l'épanouissement des cotylédons, la gemmule différencie immédiatement de petites feuilles épineuses ; mais il ne se forme pas de ramifications. Par la suite, les bourgeons naissent d'abord sur les radicelles, puis sur les racines adventives des tiges qui résultent de ces premiers bourgeons; le système radical devient de plus en plus profond jusque vers une limite de 50 centimètres. La plante se multiplie alors avec une activité remarquable par le drageonnement de son système radical adventif qui s'étend dans toutes les directions; on sait, en effet, combien il est difficile de débarrasser un sol envahi par les *Cirsium arvense* de cette plante, par suite de la profondeur de ses racines et du bourgeonnement de leurs moindres fragments. Le bourgeonnement radical s'accentue encore dans les terrains meubles et fertiles, mais alors la plupart des tiges restent stériles ; nous avons là une vérification particulièrement nette de la compensation qui s'établit d'une multiplication facile par une fructification rare.

A cause de la profondeur des racines, les pousses aériennes présentent une très longue région souterraine, dont le dia-

mètre augmente depuis la racine mère jusqu'à la surface. Comme chez le *Convolvulus arvensis*, il est rare que le bourgeon radical lui-même parvienne à percer toute la couche de terrain qui le surmonte, à moins que les racines ne soient peu profondes. S'il périt, il est remplacé par un ou plusieurs des bourgeons nés à l'aisselle des écailles, et le même phénomène peut se renouveler plusieurs fois ; toutefois la direction sensiblement verticale des tiges, dès leur sortie de la racine, m'empêche de les considérer comme de véritables rhizomes, dans le sens le plus précis de ce mot ; ce sont, à vrai dire, les racines adventives circulant horizontalement sur un long trajet, qui tiennent lieu de rhizomes.

Au point de vue anatomique, les différences, entre la tige primordiale et les tiges aériennes émanant plus ou moins directement des racines, sont peu importantes. Ces dernières présentent une écorce moins épaisse, un cylindre central plus développé, une zone collenchymateuse de l'écorce plus accentuée. Le bois des faisceaux est formé de vaisseaux plus petits et d'un diamètre plus régulier ; enfin la zone périmédullaire dans la région correspondant aux faisceaux est plus fortement lignifiée.

Les canaux oléifères, si abondants dans les parties souterraines, se retrouvent encore assez nombreux dans les entre-nœuds inférieurs de la partie aérienne ; ils s'échelonnent le long de l'endoderme vis-à-vis des faisceaux ; on en trouve également dans la zone périmédullaire vis-à-vis des pointes du bois, tandis que dans la racine, ils sont uniquement endodermiques.

5. Rumex Acetosella.

Si nous suivons le développement de la plante, nous voyons la tige issue de la gemmule différencier à la base de petites feuilles de forme générale ovale, puis, des feuilles plus ou moins lancéolées, enfin des feuilles présentant vers

la base du limbe, souvent d'une manière dissymétrique, un ou deux petits lobules ; c'est le terme de passage aux feuilles définitives, symétriques, présentant à la base du limbe deux auricules divergents.

La gemmule présente généralement un développement très limité ; un certain nombre des bourgeons axillaires, qu'elle a fournis, évoluent et donnent les tiges florifères. La racine principale restée grêle, s'enfonce verticalement dans le sol ; elle produit de bonne heure des racines latérales qui atteignent rapidement le même diamètre qu'elle, circulent horizontalement dans le sol et prennent un développement en longueur considérable pouvant dépasser $1^{m},50$ au cours de la même saison. Ces racines jouent le rôle de véritables rhizomes et produisent des bourgeons en abondance.

Ceux-ci évoluent en donnant une pousse tout à fait comparable à une jeune plante issue de graine ; ils fournissent d'abord un bouquet de feuilles, où l'on trouve toutes les transitions précédemment signalées ; puis un certain nombre de bourgeons axillaires se développent en un groupe de tiges qui suivant les cas restent courtes et stériles ou bien évoluent vite et deviennent florifères. Si la plante pousse dans un terrain très meuble et par conséquent favorable au développement du système radical, celui-ci se propage bientôt sur une surface considérable ; en effet, chaque pousse née sur une racine fournit des racines adventives qui bourgeonnent à leur tour ; le même phénomène se reproduisant consécutivement un grand nombre de fois, il en résulte un véritable réseau dont les nœuds sont occupés par les rejets ; cette croissance active du système souterrain se produit au détriment du développement ultérieur des diverses pousses radicales ; les réserves s'accumulent presque exclusivement dans les racines rhizomes qui sont bourrées d'amidon ; aussi, les rejets grandissent peu, forment simplement des bouquets de courtes tiges qui restent stériles ; le pied principal lui-même ne fructifie

point. Si au contraire le terrain est compact et peu fertile, la prolifération des racines est, par cela même, atténuée, les pousses sont moins nombreuses, mais leur évolution plus complète. Je n'ai pas rencontré d'exemple plus net de la compensation qui peut s'établir entre la reproduction d'une espèce et sa simple multiplication par bourgeons radicaux.

En somme, aucun caractère morphologique ne permet de différencier une pousse provenant directement d'une graine d'une pousse radicale, si l'on n'a recours à l'examen des parties souterraines ; les racines circulant à une certaine profondeur, le bourgeon radical présente toujours une phase de développement souterrain, ce qui n'a pas lieu pour la gemmule ; d'ailleurs les racines faisant fonction de rhizomes circulent horizontalement d'une façon très régulière et il est impossible de les confondre avec la racine principale, qui, elle, s'enfonce verticalement.

Au point de vue anatomique, je considère les pousses issues de bourgeons radicaux comme absolument comparables aux jeunes plants venus de graines, exception faite pour la région souterraine de raccord avec la racine, qui subit nécessairement l'influence du milieu souterrain.

6. Sonchus arvensis.

Quoique cette espèce doive se placer bien franchement dans le groupe des plantes à multiplication normale par bourgeons radicaux, il faut cependant remarquer qu'elle forme une véritable transition aux plantes dont les bourgeons expectants ne se développent qu'accidentellement ; en effet, nous avons vu chez *Linaria vulgaris*, par exemple, que la tige primordiale et quelques-unes des suivantes disparaissent plus ou moins rapidement au profit des tiges d'ordre supérieur, à structure plus différenciée, qui représentent l'espèce à son maximum d'évolution. Chez le *Sonchus arvensis*, la tige primordiale non seulement subsiste,

mais se développe activement et même fleurit et fructifie. Une graine semée au printemps donne très rapidement une petite plante formée d'une rosette de feuilles, les entre-nœuds basilaires étant très courts : la tige ne se développe d'ailleurs pas immédiatement en longueur, les divers nœuds se différencient d'abord ainsi que l'inflorescence terminale ; cette première phase est terminée cinq à six semaines après le début de la germination ; la tige s'allonge alors très rapidement par croissance intercalaire des entre-nœuds, atteint bientôt sa taille définitive ; les fleurs s'épanouissent et les graines se forment ; le développement complet a été parcouru en deux mois et demi environ.

La première année la racine ne fournit par de tiges, au moins dans les conditions normales ; il n'apparaît de bourgeons adventifs qu'à partir de la seconde année sur les grosses radicelles charnues et, dès lors, la plante subsiste par son système radical.

J'ai observé côte à côte des tiges provenant de graines et des tiges issues de racines : ces dernières étaient d'ordre très élevé, car elles provenaient d'individus ayant végété plusieurs années dans le même endroit. J'ai constaté une avance considérable dans la différenciation des boutons floraux du côté des tiges primordiales ; cette avance se retrouvait d'ailleurs dans les phases suivantes du développement : élongation de la tige, floraison, formation des graines, etc. Les plants provenant de racines n'ont fleuri qu'en août et les tiges issues de graines avaient terminé leur évolution au commencement de juin. La tige primordiale paraît donc ici la plus vigoureuse et la plus précoce ; l'examen de sa structure externe et interne conduit également à la considérer comme plus différenciée.

Les racines drageonnantes circulent horizontalement à une profondeur moyenne de 10 centimètres ; les tiges qu'elles fournissent ont donc une partie souterraine portant des feuilles réduites à des écailles ; le bourgeon terminal, parvenu au niveau du sol, différencie une rosette de feuilles

et les choses peuvent en rester à ce point assez longtemps avant qu'apparaisse l'inflorescence ; j'ai même observé des pieds qui ne fleurissaient pas du tout pendant toute la période de végétation et continuaient à différencier des feuilles qui venaient s'ajouter à la rosette primitive.

Si l'on compare entre elles deux tiges, l'une primordiale, l'autre d'origine radicale, ayant atteint leur complet développement, on constate que la seconde est plus longue et plus grêle que la première et présente des entre-nœuds plus allongés. La tige primordiale porte, à la base, des feuilles à long pétiole très aplati, limbe court et arrondi, à peine denté ; chez les suivantes, le limbe s'allonge, se lobe de plus en plus profondément, devient décurrent sur le pétiole ; enfin les feuilles définitives ne sont plus pétiolées : le limbe, découpé en nombreux lobes, vient se terminer le long de la tige par deux appendices arrondis. Les feuilles de la pousse radicale à la base sont entières, à contour un peu sinueux, finement dentées, très allongées ; le limbe se prolonge par une étroite bande jusqu'au point d'insertion sur la tige ; elles sont certainement plus évoluées que les feuilles primordiales, mais elles fournissent une transition plus lente aux feuilles des nœuds supérieurs ; celles-ci sont d'ailleurs presque toujours moins différenciées de forme, moins épaisses et de teinte plus claire que les feuilles de la tige primordiale.

Au point de vue anatomique, la tige issue de racine se distingue par l'épaisseur plus grande de son écorce, la réduction du diamètre de la moelle et des éléments vasculaires primaires, en particulier des vaisseaux du bois qui forment des pointes peu marquées.

Enfin, un caractère différentiel très net et assez spécial est fourni par le liber périmédullaire ; chez la tige primordiale, il forme des îlots assez importants, répartis d'une façon plus ou moins régulière à la pointe des faisceaux ; ces îlots sont séparés des derniers vaisseaux par quelques petites cellules lignifiées ; leur course est dirigée

parallèlement à l'axe de la tige d'une façon constante.

Dans la pousse radicale, le liber supplémentaire fait complètement défaut chez la partie souterraine; il existe dans la partie aérienne, mais il est situé à une profondeur très variable dans la moelle; il est parfois séparé des pointes du bois par dix à douze assises de cellules, non lignifiées et de grand diamètre. Sa distribution vis-à-vis des faisceaux est très irrégulière; il forme aussi des îlots interfasciculaires, enfin les éléments libériens circulent un peu dans toutes les directions. Une même coupe transversale de la tige rencontre certains fascicules transversalement, d'autres longitudinalement; ceux-ci sont d'ailleurs reliés entre eux par de nombreuses anastomoses.

II

PLANTES POSSÉDANT EN DEHORS DE LA TIGE PRIMORDIALE DES TIGES ISSUES DE RACINES ET DES TIGES ISSUES SOIT DE RHIZOMES, SOIT DE SOUCHES.

7. Campanula rotundifolia.

Les tiges florifères de cette plante sont toujours de deuxième ordre au moins, c'est-à-dire que les fleurs n'apparaissent pas sur l'axe principal de la plante issue de graine, ou sur les tiges issues directement des racines, mais sur des rameaux de ces tiges.

On trouve communément dans la nature trois sortes de tiges fertiles; elles proviennent soit de graines, soit du système radical, soit de rhizomes. Voici pour plus de clarté dans quelles conditions s'effectue le développement. Chez la jeune plante, la gemmule ne différencie guère qu'une touffe de feuilles et le bourgeon terminal devient bientôt expectant. Les feuilles portées par l'axe principal ont fourni la désignation spécifique de cette plante; elles sont en effet de forme générale arrondie ou plus ou moins réniformes, crénelées sur leur pourtour et longuement pétio-

lées (fig. 4). Les premières qui se forment sont très petites, mais leurs dimensions augmentent à mesure que la forme du limbe se différencie, la pointe terminale s'accuse peu à peu et les denticulations se creusent.

Très rapidement un certain nombre de bourgeons axillaires, trois ou quatre, entrent en végétation et fournissent des tiges à entre-nœuds allongés qui porteront les fleurs ; la forme de la feuille suit son évolution le long de ces tiges;

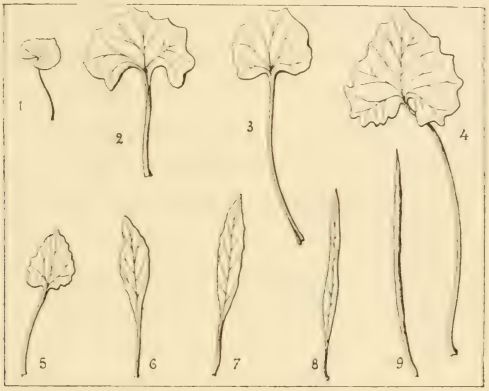


Fig. 4. — *Campanula rotundifolia.* — 1, une des premières feuilles fournies par la gemmule ; 2, 3, 4, feuilles provenant de la gemmule ou d'un bourgeon radical ; 5, 6, 7, 8, feuilles diverses d'un axe floral né de la gemmule ou d'un bourgeon radical, prises dans le sens ascendant ; 9, feuille de l'axe floral né d'un rhizome.

à la base, la feuille est encore pétiolée, mais le limbe devient plus étroit et se termine en pointe plus aiguë ; enfin, par l'intermédiaire de feuilles à pétiole court et à limbe lancéolé, on aboutit aux feuilles linéaires sessiles, vers le milieu de la hampe florale.

La racine principale pivotante et charnue développe, par la suite, des bourgeons sur sa région basilaire ; il peut aussi s'en former sur de grosses racines adventives ou des radicelles. Ils évoluent généralement ; les uns fournissent des rhizomes qui peuvent courir à de grandes distances de leur origine, les autres donnent de courtes tiges rhizomateuses, qui prennent rapidement un géotropisme négatif et

viennent affleurer à la surface du sol; à ce moment, le bourgeon terminal différencie quelques feuilles très semblables aux feuilles de la base sur la tige primordiale, moins nombreuses cependant et plus grandes, ce qui tient probablement aux réserves nutritives dont dispose la nouvelle tige; puis le bourgeon s'oblitère, comme il était arrivé pour la gemmule et ce sont les bourgeons axillaires qui entrent en jeu et fournissent encore ici les tiges florifères. L'évolution de la feuille le long de ces tiges est la même que sur les rameaux de la tige primordiale; il y a donc une analogie très complète entre la végétation d'un bourgeon radical et celle de la gemmule.

Les bourgeons issus des longs rhizomes se comportent au contraire de façon très différente. Nés déjà d'une tige, ils évoluent presque toujours directement en tiges florifères; celles-ci sont généralement très vigoureuses, plus hautes et de diamètre plus considérable que celles des catégories précédentes; elles portent sur toute leur longueur des feuilles linéaires et sessiles plus étroites et plus longues que les feuilles caulinaires des autres tiges florales; quelquefois cependant le bourgeon né directement du rhizome s'oblitère et ce sont alors des rameaux qui fournissent la pousse aérienne.

Si les différences morphologiques permettent de distinguer à coup sûr les pousses des rhizomes des autres tiges, les différences anatomiques sont plus faibles. En considérant par exemple des entre-nœuds correspondants des trois sortes de tiges florales, pris dans la région où les feuilles sont linéaires et sessiles, on obtient des coupes très comparables. La tige issue du rhizome se distingue cependant par les dimensions plus considérables du cylindre central par rapport à l'écorce et par le plus grand nombre des faisceaux libéroligneux. Pour les entre-nœuds de la base, qui correspondent à la région où la forme des feuilles varie suivant la tige considérée, les différences sont un peu plus saillantes.

Une coupe transversale pratiquée dans cette région nous montre une différenciation plus profonde du côté de la tige née de rhizome ; l'écorce est d'épaisseur réduite, parce qu'elle est formée de cellules plus petites d'une part, parce que cédant d'autre part à la pression des formations secondaires abondantes, ses éléments sont plus ou moins écrasés dans toute la zone interne qui n'est pas collenchymateuse ; il en résulte que l'endoderme est peu net. Le cylindre central est très considérable ; peu à peu la moelle se résorbe après avoir cédé elle aussi à la poussée des formations secondaires. Les côtes corticales, bien nettes chez les autres tiges, ont à peu près complètement disparu. Quant aux tiges florales provenant de racines ou de graines, elles sont à peu près identiques, l'indice d'une différenciation plus profonde étant toutefois en faveur de la pousse radicale.

Enfin la tige primordiale très courte, la région rhizomateuse issue directement d'une racine, ou le long rhizome, sont des tiges comparables ; elles offrent en effet toutes trois des caractères de tiges souterraines. Le rhizome se distingue facilement par sa dissymétrie : En effet, dans toutes ces tiges, les formations primaires libéroligneuses sont réparties autour de la moelle suivant la symétrie axiale ; cette symétrie persiste chez les deux premières pour les formations secondaires ; les vaisseaux sont répartis suivant cinq secteurs à peu près équivalents dans le méristème secondaire ; elle disparaît au contraire dans le rhizome dont la section est une ellipse assez aplatie ; les vaisseaux secondaires sont groupés en deux larges plages correspondant au diamètre maximum de chaque côté de la moelle devenue fusiforme ; sur la coupe transversale, les deux régions intermédiaires sont occupées par du parenchyme secondaire non différencié en bois.

8. Hypericum perforatum.

On peut distinguer chez cette espèce trois sortes de tiges, d'après leur origine: les unes proviennent directement de germination, les autres sont nées de bourgeons radicaux, les troisièmes de souches formées par la base des vieilles tiges.

Au point de vue morphologique, il y a quelques différences à établir entre une plante issue de graine et des pousses des deux autres catégories. Ces dernières sont tout à fait identiques entre elles, et il n'est possible de les distinguer que par l'examen des parties souterraines; cette ressemblance n'est pas très surprenante puisqu'en somme les tiges, qu'elles proviennent d'un bourgeon radical ou qu'elles naissent d'une souche, sont sensiblement dans les mêmes relations avec les racines.

La tige primordiale se distingue des autres tiges par deux traits principaux :

1° Elle est généralement peu rameuse; les bourgeons axillaires des couples de feuilles opposées prennent un très faible développement, à part les bourgeons cotylédonaires et ceux des nœuds de la base qui, au contraire, évoluent de bonne heure; il en résulte une touffe de tiges partant de points très rapprochés et dont l'une, qui est la tige primordiale, prend un développement prédominant.

Chez les autres pousses, au contraire, l'activité de la végétation se porte surtout sur les rameaux. Ceux de la base sont peu ou point développés, mais dès le troisième ou quatrième entre-nœud, ils atteignent déjà une notable longueur; celle-ci croît jusqu'à un maximum atteint pour les rameaux nés aux deux tiers environ à partir de la base de la tige; ce sont d'ailleurs tous ces rameaux qui sont florifères; il en résulte un port général très facile à distinguer de celui d'une plante issue de graine.

2° Les feuilles de la tige primordiale et de ses rameaux

sont plus arrondies que celles des autres tiges et de leurs rameaux correspondants, c'est-à-dire que leur limbe est moins long et plus large.

Sur la tige primordiale les cotylédons et les feuilles de la base sont très petites ; les ponctuations qui correspondent aux glandes de l'épaisseur du limbe sont souvent fort peu visibles ; sur les autres tiges les feuilles de forme plus différenciée sont aussi de taille plus régulière et leurs ponctuations apparaissent beaucoup plus nettement.

Au point de vue anatomique, la tige d'un rejet présente une différenciation plus profonde que la tige primordiale ; chez la première les deux côtes corticales sont très peu saillantes ; l'épiderme plus fortement cutinisé est formé de cellules plus petites aplaties tangentiellement ; l'épaisseur de l'écorce est moindre, grâce à la réduction des dimensions des éléments plutôt qu'à la diminution du nombre des assises. Le liber est plus développé par rapport au bois, celui-ci présente un aoûtement plus parfait ; il présente des vaisseaux, irrégulièrement distribués, tandis que les vaisseaux du bois secondaire sont à peu près alignés radialement, suivant la direction des pointes primaires, chez les tiges nées de graines. Enfin les vaisseaux primaires s'oblitèrent plus rapidement par suite d'un excès de pression, qui les écrase. Malgré l'abondance des formations secondaires, qui la compriment, la moelle possède un diamètre plus considérable.

RÉSUMÉ ET CONCLUSIONS

Nous pouvons formuler relativement aux plantes à bourgeons radicaux normaux et évoluants des conclusions à peu près inverses de celles des chapitres précédents. Les tiges qui proviennent de ces bourgeons possèdent en effet dans la plupart des cas une différenciation morphologique supérieure à celle des autres tiges de la même espèce, tandis que chez les espèces à bourgeons expectants, les tiges d'origine

radicale, qu'on pouvait obtenir, étaient toujours d'une organisation manifestement inférieure, et présentaient un développement limité n'atteignant pas la floraison.

Il y a d'ailleurs, entre ces deux groupes extrêmes, des types de transition, comme je l'ai montré; chez ceux-ci les pousses radicales ne sont point les plus différenciées ; elles peuvent être d'une organisation inférieure à la pousse née d'un rhizome (*Campanula rotundifolia*) ou même à la plante issue de germination (*Sonchus arvensis*); mais ce qui distingue toujours les plantes à bourgeons radicaux évoluants, c'est que les pousses qui proviennent de ces bourgeons ont une évolution normale et complète, allant jusqu'à la floraison.

J'ai montré qu'on peut prendre comme critérium de perfection, pour comparer entre elles les diverses tiges d'une même espèce, le développement du cylindre central par rapport à l'écorce.

L'étude des tiges nées de plus en plus bas sur la racine, chez une plante de Linaire issue de graine, nous a fait voir en effet que le rapport du diamètre du cylindre central à l'épaisseur de l'écorce croît, à mesure qu'on considère des tiges d'ordre plus élevé, qui sont manifestement de mieux en mieux différenciées. Ce rapport s'élève pour un double motif, par augmentation du cylindre central et diminution de l'épaisseur de l'écorce.

Le même caractère s'applique dans le même sens aux tiges radicales de l'*Euphorbia Cyparissias*, aux tiges aériennes d'origine radicale plus ou moins directe des *Convolvulus arvensis* et *Cirsium arvense* comparativement à la tige primordiale. Chez le *Sonchus arvensis*, il est en faveur de la tige primordiale, quoique la tige née de racine parcoure un développement complet.

Chez les espèces présentant d'autres organes de multiplication que les racines (*Campanula rotundifolia*, *Hypericum perforatum*), la tige radicale apparaît comme intermédiaire entre la tige primordiale et celles nées des tiges souterraines; elle se rapproche tantôt plus de la première

(*C. rotundifolia*), tantôt elle est presque identique à la seconde (*H. perforatum*).

Au caractère anatomique précédent, viennent s'en ajouter un certain nombre d'autres tirés de la morphologie externe ou interne et présentant une assez grande constance.

Les pousses radicales sont plus développées que celles issues de graines, la tige est plus longue, de diamètre plus considérable; la différenciation morphologique de la feuille est plus accentuée dès la base de la tige et augmente plus vite sur les feuilles successives. La disposition des feuilles, qui peut être particulière à la base de la tige primordiale, est généralement constante tout le long du rejet radical (*Euphorbia Cyparissias*).

La façon dont se ramifie l'axe principal est aussi assez différente; chez la plante née de graine ce sont surtout et parfois exclusivement les bourgeons axillaires inférieurs qui se développent, fournissant de longs rameaux, dont la taille dépasse parfois celle de la tige principale; chez les rejets, les bourgeons de la base restent au contraire expectants et la ramification se produit plus haut et d'une façon progressive; il résulte de ces différents caractères une différence de port facile à observer.

La structure des pousses radicales, si l'on ne considère que le cas le plus général où ces pousses sont les plus différenciées que présente la plante, est caractérisée par les dimensions moindres des cellules de tous les tissus; l'épiderme est plus fortement cutinisé, l'écorce possède une région externe collenchymateuse plus considérable, l'endoderme est mieux différencié, le sclérenchyme péricyclique plus épais, les vaisseaux du bois plus petits, la zone périmédullaire plus considérable et plus active, le tissu sécréteur, lorsqu'il existe, plus abondant.

Les plantes dont nous venons de faire l'étude sont donc caractérisées par l'évolution complète des bourgeons radicaux, fournissant des pousses parvenant à fructifier et pos-

sédant la plupart du temps une différenciation supérieure à celle des pousses d'origines diverses qu'on peut trouver chez la même espèce.

RÉSUMÉ GÉNÉRAL ET CONCLUSIONS

Les considérations exposées dans les divers chapitres de ce travail établissent d'une façon bien nette que, chez une espèce donnée, dont des racines sont aptes à fournir des bourgeons, les tiges feuillées qui proviennent de ceux-ci présentent, vis-à-vis des tiges d'autre origine, des caractères différentiels bien définis, soit au point de vue du développement, soit dans la morphologie externe ou interne.

Ces caractères ont été récapitulés à la fin de chaque chapitre pour chacun des groupes de plantes examinés ; il est donc inutile de les énumérer ici à nouveau dans le détail. En laissant maintenant de côté ce qui est spécial à telle ou telle espèce, proposons-nous de mettre en lumière les faits les plus généraux qui ressortent de cette étude.

Remarquons d'abord qu'aucun caractère, autre que celui de l'origine elle-même, ne permet de distinguer d'une façon absolue les tiges issues des racines, dans tous les cas qui peuvent se présenter. Il faut répartir les espèces à racines bourgeonnantes en deux catégories, pour pouvoir formuler des conclusions générales s'appliquant aux tiges radicales de toutes les espèces d'un même groupe.

La première catégorie, de beaucoup la plus nombreuse, renferme toutes les plantes à bourgeons expectants, c'est-à-dire ne se développant qu'exceptionnellement en tiges feuillées, et les végétaux ligneux dont les racines sont capables de donner des rejets. Chez les premières, les tiges nées des racines ne sont, comme nous l'avons vu, que des régénérations plus ou moins frêles, remédiant tant bien que mal à la conservation des individus, dans les cas de nécessité absolue et présentant par rapport aux autres tiges de la

plante une organisation la plupart du temps très inférieure. Chez les végétaux ligneux, les rejets sont, il est vrai, souvent de taille considérable, mais, malgré leur développement exubérant, ils n'en présentent pas moins un grand nombre d'analogies avec ceux des végétaux précédents au point de vue de la simplification morphologique. Chez toutes ces plantes les tiges d'origine radicale restent stériles.

Le deuxième groupe, beaucoup moins nombreux, comprend au contraire des espèces, chez lesquelles les rejets des racines présentent par rapport aux tiges d'autres origines une différenciation plus élevée. La racine bourgeonnante doit alors être regardée comme un organe normal de multiplication, elle se comporte comme un véritable rhizome.

Le type le plus profondément évolué dans ce sens est fourni par *Linaria vulgaris*, chez qui les tiges radicales deviennent en quelque sorte le pivot de la vie de la plante, puisqu'elles se développent dès les premiers stades de la germination, pour ainsi dire en parasite sur le jeune individu, et tuent rapidement la tige primordiale.

On peut, pour chacune des catégories précédentes, décrire relativement aux rejets de racines des caractères assez généraux; ces caractères, qui sont à peu près inverses quand on passe d'une catégorie à l'autre, s'appliquent d'ailleurs à des degrés différents suivant les espèces qu'on étudie dans un même groupe, par suite des nombreux cas de transition. A côté du cas extrême de la Linaire, où la tige provenant de la gemmule avorte de bonne heure, nous trouvons des plantes comme le *Cirsium arvense*, où la tige primordiale se développe pendant toute une saison, comme le *Sonchus arvensis*, où cette tige parvient la première année à la floraison et à la fructification, avant l'évolution d'aucun bourgeon radical, et offre une différenciation supérieure à celle qu'atteindront les tiges nées des racines les années suivantes. C'est bien là un terme de passage aux espèces du premier groupe dans lequel nous trouvons également des transitions ménagées. Les différences qui existent par

exemple chez *Solanum Dulcamara*, entre un rejet de racine et la jeune branche provenant d'un bourgeon axillaire, sont bien peu sensibles à côté de ceux qu'on peut observer chez les arbres de grande taille; les tiges radicales, d'un *Geranium sanguineum* quoique n'atteignant pas la floraison, offrent une différenciation considérable, si on les compare aux frêles rejets des racines d'*Alliaria officinalis*, rejets qu'on voit à peine émerger du sol.

De l'ensemble de mes observations, il résulte que, chez une espèce donnée, la différenciation d'une tige à tous égards est d'autant plus profonde que le développement du cylindre central par rapport à l'écorce est plus considérable : c'est donc ce caractère qui m'a servi, parmi les nombreuses variations des divers tissus, comme critérium de perfection, puisqu'il peut résumer tous les autres.

Nous pouvons, en l'appliquant, caractériser les deux groupes de végétaux que nous avons formés tout à l'heure; dans le premier, le rapport du diamètre du cylindre central à l'épaisseur de l'écorce chez la tige radicale est inférieur à la valeur qu'il atteint chez les autres tiges; dans le second, ce même rapport est au contraire maximum pour la tige radicale.

Les rejets des racines sont en outre caractérisés dans la première catégorie :

1° *Au point de vue du développement.* — Il est chez eux beaucoup moins régulier que chez les autres tiges; la période des formations primaires est écourtée, les assises génératrices ont un fonctionnement précoce et produisent un abondant méristème secondaire, dont la différenciation est au contraire lente et défectueuse;

2° *Au point de vue morphologique.* — Les tiges présentent proportionnellement à leur taille des entre-nœuds plus allongés; les bourgeons axillaires sont mal différenciés et se développent peu ou point; il y a donc, en général, absence de ramification; les feuilles sont, suivant les cas, de taille

inférieure ou supérieure aux feuilles normales, mais elles se distinguent par la forme simplifiée du limbe et rappellent les feuilles primordiales ;

3° *Au point de vue anatomique.* — Les tissus de protection et de soutien sont peu développés; l'écorce est épaisse et plus homogène que dans les tiges normales ; le bois est mal différencié ; souvent, il présente une zone externe non lignifiée. La zone périmédullaire est peu active, ce qui est surtout manifeste chez les espèces à liber interne.

Enfin, dans la feuille, le tissu assimilateur est moins abondant, les lacunes sont plus grandes et plus nombreuses, et, comme conséquence d'une assimilation moindre, l'excrétion d'oxalate de calcium est moins abondante que chez les autres tiges.

D'une manière générale, dans ce groupe, les tiges nées des racines offrent d'assez nombreuses analogies avec les tiges issues de germination et cela surtout au point de vue de la morphologie externe.

Dans le deuxième groupe, les caractères comparatifs des tiges radicales sont tout opposés ; ils se résument donc, en un mot, par un développement moins hâtif que celui des autres tiges, suivi d'une différenciation plus profonde au point de vue de la morphologie externe et de la structure interne.

Je me suis la plupart du temps contenté d'enregistrer et de grouper les faits, sans en chercher une explication plus ou moins problématique.

J'ai pu cependant parfois montrer la corrélation qui s'établit entre les différences observées et des variations dans la nutrition. Si l'on compare, par exemple, la branche d'un an d'un arbre âgé avec le rejet fourni par ses racines, il est clair que la surabondance de sève brute apportée à ce dernier explique à la fois le grand développement des vaisseaux du bois, la croissance rapide de tous les organes, par suite d'une turgescence active, en

même temps que leur différenciation défectueuse, et par suite l'importance moindre prise par le tissu libérien.

Mais l'interprétation des faits est souvent fort délicate et risque même de tomber dans le domaine de l'hypothèse. Il est difficile, par exemple, de fixer jusqu'à quel point intervient l'hérédité dans les phénomènes de régression présentés souvent par les rejets de racines, mais il est certain qu'il en faut tenir compte. Les caractères morphologiques divergents qui sont devenus l'apanage des diverses espèces d'un même genre proviennent en somme de la différenciation d'un type primitif dans des sens variés, par suite de conditions spéciales d'existence, longtemps maintenues. Les caractères morphologiques sont donc certainement en relation étroite avec la différenciation interne des tissus. Si, pour une raison quelconque, cette différenciation s'atténue, subit en somme une régression, la plante doit tendre non pas à prendre une forme quelconque ; mais, en vertu de ses antécédents héréditaires, elle doit tendre vers une forme antérieure, une forme moins évoluée de l'espèce considérée. C'est ce que l'observation vérifie pleinement chez les plantes que j'ai classées dans la première catégorie ; les tiges radicales rappellent chez elles les tiges issues de germination qui résument en elles les caractères ancestraux ; d'autre part, les rejets radicaux des diverses espèces d'un même genre manifestent une convergence qui ne peut être fortuite.

En résumé, la multiplication par bourgeons radicaux est un fait peu normal dans le règne végétal, elle donne naissance à des rejets d'organisation inférieure, dans la plupart des cas ; chez quelques espèces elle tend à s'établir d'une façon régulière, mais ne devient qu'exceptionnellement une sauvegarde effective de l'espèce.

Ce travail a été fait au Laboratoire de Botanique de la Sorbonne en ce qui concerne les recherches anatomiques, et

au Laboratoire de Biologie végétale de Fontainebleau, pour les cultures et les observations biologiques. J'adresse à M. Gaston Bonnier, membre de l'Institut, directeur de ces deux laboratoires, l'expression de ma profonde gratitude pour les précieux conseils qu'il m'a si souvent prodigués.

EXPLICATION DES PLANCHES

PLANCHE I.

Fig. 1. — Pousse fournie par un rhizome de *Geranium sanguineum*. — *rh*, rhizome. Réduction 1/2.

Fig. 2. — Pousse fournie par une racine de *G. sanguineum*. — *rm*, racine mère; *rad*, racine adventive. Réduction 1/2.

Fig. 3. — Tige d'*Euphorbia Cyparissias*, née sur une racine. — *t*, tige; *ra*, partie de la racine mère antérieure par rapport à la tige; *rp*, région postérieure de la racine mère. Réduction 1/2.

Fig. 4. — Tige principale de *Linaria vulgaris*, provenant de germination et conservée seule. — *cc'*, cotylédons. Réduction 1/3.

Fig. 5. — Jeune plant de *L. vulgaris* provenant de germination. — t_1, tige principale à feuilles opposées; t_2, tige provenant du premier bourgeon formé sur l'axe hypocotylé, à feuilles opposées aux nœuds inférieurs; t_3, tige provenant du deuxième bourgeon formé sur l'axe hypocotylé, à feuilles verticillées par trois; *cc'*, cotylédons. Réduction 1/3.

Fig. 6. — Pousse fournie par une racine de *Pulmonaria angustifolia*. — *rp*, partie de la racine mère, postérieure par rapport à la pousse; *rad*, racines adventives. Réduction 1/2.

PLANCHE II.

1° Limbes de feuilles. Réduction 2/3.

Fig. 1. — Feuille normale de *Populus nigra*.

Fig. 2. — Feuille d'un rejet de racine chez la même espèce.

Fig. 3. — Feuille normale de *Betula alba*.

Fig. 4. — Feuille d'un rejet de racine chez la même espèce.

2° Structure anatomique de feuilles.

Ligustrum vulgare.

Fig. 7. — Épiderme supérieure de la feuille du rejet. Gr. 215.

Fig. 8. — Épiderme supérieur de la feuille normale. Gr. 215.

Populus nigra.

Fig. 9. — Coupe du limbe chez la feuille normale. Gr. 215.

Fig. 10. — Coupe du limbe chez la feuille née sur la tige principale, la 1re année. Gr. 215.

Fig. 11. — Coupe du limbe chez la feuille du rejet de racine. Gr. 215. — *eps*, épiderme supérieur; *epi*, épiderme inférieur; *pal*, tissu palissadique; *lac*, tissu lacuneux; *lac.p*, tissu palissadique et lacuneux.

Fig. 12, 13. — Épidermes supérieur et inférieur de la feuille normale. Gr. 250.

Fig. 13, 16. — Épidermes supérieur et inférieur de la feuille née sur la tige principale. Gr. 250.
Fig. 14, 17. — Épidermes supérieur et inférieur de la feuille née du rejet de la racine. Gr. 250.

PLANCHE III.

Populus nigra.

Fig. 1 à 12 inclus. — Course des faisceaux dans le pétiole et la nervure principale de la feuille chez le rejet.
Fig. 13 à 24 inclus. — Course des faisceaux dans le pétiole et la nervure principale de la feuille normale.

Populus Tremula.

Fig. 25. — Caractéristique du pétiole chez la feuille du rejet.
Fig. 26. — Caractéristique du pétiole chez la feuille normale.

Populus alba.

Fig. 27. — Caractéristique du pétiole chez la feuille du rejet.
Fig. 28. — Caractéristique du pétiole chez la feuille normale.

Quercus Robur.

Fig. 29. — Caractéristique du pétiole de la feuille normale.
Fig. 30. — Caractéristique du pétiole d'une feuille prise sur la plantule d'un an.
Fig. 31. — Caractéristique du pétiole de la feuille du rejet. — *b*, bois; *l*, liber; *bi*, bois du faisceau interne; *li*, liber du faisceau interne; *scl*, sclérenchyme.

Brassica oleracea.

Fig. 32. — Caractéristique d'une feuille prise sur un rejet de racine.
Fig. 33. — Caractéristique d'une feuille primordiale. — *b*, bois; *l*, liber *coll*, collenchyme.

Linaria vulgaris.

Fig. 34 à 37 inclus. — Course des faisceaux dans un entre-nœud d'une tige à feuilles opposées.
Fig. 38 à 41 inclus. — Course des faisceaux dans un entre-nœud d'une tige à feuilles verticillées par trois.
Fig. 42 à 44 inclus. — Course des faisceaux dans un entre-nœud d'une tige à feuilles éparses.

PLANCHE IV.

Populus nigra.

Fig. 1. — Coupe transversale moyenne d'une branche d'un an.
Fig. 2. — Coupe transversale moyenne d'un rejet de racine âgé d'un an. —

ep, épiderme ; *lg*, liège ; *ph*, phelloderme ; *col*, collenchyme ; *c.scl*, cellules scléreuses de l'écorce ; *f.p*, fibres péricycliques ; *lbp*, liber primaire ; *f.lb*, fibres libériennes ; *ag*, assise génératrice libéroligneuse ; *lbs*, liber secondaire ; *bs*, bois secondaire ; *bsc*, bois secondaire non lignifié ; *bp*, bois primaire ; *scl*, sclérenchyme périmédullaire ; *m*, moelle. Gr. 170.

Bryonia dioica.

Fig. 3. — Faisceau libéroligneux de la tige normale.
Fig. 4. — Faisceau libéroligneux d'une tige née d'un bourgeon radical. - *lbn*, liber normal ; *b*, bois ; *lbi*, liber interne. Gr. 200.

LES

TYPES DES AUXOSPORES CHEZ LES DIATOMÉES

ET LEUR ÉVOLUTION

Par C. MERESCHKOWSKY

Nos connaissances sur la formation des auxospores datent de longtemps. Thwaites (1) fut le premier qui, en 1847, publia un ouvrage important sur ce sujet, dans lequel il décrivit les auxospores d'un grand nombre de formes. Ses publications furent suivies de celles de Lüders (2), dont les observations souvent très exactes ont aussi beaucoup contribué à nos connaissances sur les auxospores et leur mode de formation. Après ces deux auteurs, survient une longue période de repos, pendant laquelle rien d'important n'a été fait. Non qu'il n'y ait eu un nombre, considérable même, d'auteurs (3), qui ont publié telle ou telle observation intéressante sur ce sujet, mais leurs observations ne portent que sur un nombre restreint de formes et sont dans beaucoup de cas très incomplètes.

Ce n'est que tout récemment et grâce aux excellentes

(1) Thwaites, *On conjugation in the Diatomaceæ* (Annals and Magazine of Natural History, 1re série, vol. XX, 1847). — *Further observations on the Diatomaceæ* (Ann. a. Mag. of Nat. Hist., 2e série, vol. I, 1848).

(2) Lüders, *Beobachtungen über die Organisation, Theilung und Copulation der Diatomeen* (Botanische Zeitung, 1862).

(3) W. Smith, Carter (Ann. Mag. N. H., 1856, XVII), Pfitzer, A. Schmidt, Borsvčow, Reinhard, P. Petit, Klebahn, Schütt, Miquel, Cleve, Gran, etc.

recherches de Karsten (1) qu'un nouvel élan a été donné à cette intéressante branche d'études. Cet auteur a non seulement ajouté un grand nombre d'espèces et de genres à ceux qui étaient déjà connus sous le rapport de leurs auxospores, mais il a étudié ces phénomènes d'une manière beaucoup plus détaillée que ses prédécesseurs, en tenant compte de la manière dont se comporte le nucléus. Ses recherches, très circonstanciées, nous ouvrent des horizons tout à fait nouveaux et nous mettent en état de pénétrer les procédés de la formation des auxospores jusque dans leurs mystères les plus profonds. Je ne crois pas me tromper en disant que les travaux de Karsten marqueront une époque dans l'histoire de nos connaissances sur la reproduction des Diatomées. Dans tous les cas, les services qu'il a rendus à la science sont grands et son nom sera toujours rattaché à cette branche d'études.

Mais en admettant tout cela, il me paraît que cet auteur, tout en apportant un grand nombre de faits bien constatés pour lesquels la science lui sera toujours redevable, n'a pas toujours réussi à leur donner une juste interprétation. Ses idées surtout sur l'origine de ces phénomènes, sa méthode de grouper les différents types selon lesquels les auxospores se forment et ses théories concernant leurs relations et leur évolution les uns des autres me paraissent être dans bien des cas loin de la vérité.

En étudiant attentivement les faits, tels qu'ils sont présentés dans les ouvrages de Karsten, j'ai été amené dans certains cas à leur donner une interprétation différente de celle que leur donne cet auteur et à établir ainsi un ordre d'évolution des types qui dans beaucoup de cas diffère essentiellement de celui qu'il a établi. Souvent mes idées sont même diamétralement opposées aux siennes. Le type

(1) G. Karsten, *Untersuchungen über Diatomeen* (I, Flora 1896, p. 286; *Id.* II, Flora 1897, p. 33; *Id.* III. Flora 1897, p. 203). — *Die Diatomeen der Kieler Bucht*, 1899. — *Die Auxosporenbildung der Gattungen Coconeis, Surirella und Cymatopleura* (Flora 1900, vol. LXXXVII, fasc. III, p. 253).

qu'il considère comme primitif me semble être un type dérivé; le type qui selon moi est le primitif serait d'après lui au contraire un type dérivé; des variétés qu'il considère comme étant d'une grande importance, liant un type à l'autre, me paraissent être des déviations ou des petites branches latérales de peu d'importance; et ainsi de suite.

Mes idées sur l'évolution des auxospores me paraissant être plus conformes aux faits et plus en harmonie avec les affinités et l'évolution des Diatomées, et l'ordre dans lequel je dispose et rattache les différents types plus naturel, j'ai cru qu'il serait utile de les présenter au jugement des personnes intéressées dans ce sujet, en les exposant dans cet article.

Il nous faudra donc, avant tout, établir une classification naturelle des auxospores. Je n'entends pas par là instituer de nouveaux types (quoique j'en ajouterai quelques-uns), car ceux de Karsten sont excellents; ce que je me propose de faire, c'est de les disposer dans un ordre naturel, tel qu'ils ont dû apparaître au cours de l'évolution des Diatomées. Ceci nous conduira cependant à les désigner par des chiffres différents de ceux adoptés par Karsten, qui ne sont plus commodes au point de vue nouveau où nous allons nous placer.

Ce sujet sera suivi de quelques considérations sur la généalogie des Diatomées, qui permettront de voir lequel des deux ordres d'évolution des auxospores, celui de Karsten ou le mien, est le plus en harmonie avec l'évolution des Diatomées.

Voici donc les différents types de formation des auxospores qu'on peut distinguer et leur ordre d'évolution.

Type I : Une auxospore formée d'une seule cellule mère (type IV de Karsten). — Ce type appartient exclusivement aux Anaraphidées ou Centricæ (fig. 1).

C'est le type le plus primitif, sans aucun doute, d'abord parce qu'il se rencontre exclusivement chez les Diatomées les plus primitives telles que les Melosirées, et en général

les Anaraphidées, et puis parce que c'est le mode de formation le plus simple imaginable : le contenu d'une cellule sort de son enveloppe et s'accroît en volume. Peut-on s'imaginer quelque chose de plus simple que cela? Cette cellule agrandie, après une courte période de repos pendant laquelle elle se forme de nouvelles valves, commence à se diviser en produisant une nouvelle série de générations de cellules. C'est donc un simple accroissement d'une Diatomée devenue trop petite par suite d'une division réitérée, un simple rajeunissement comme le considère à juste raison Miquel. L'auxospore du type I n'est qu'une Diatomée de grande taille, souvent un peu irrégulière dans ses formes, avec des enveloppes un peu différemment constituées.

Fig. 1. — Type I. Anaraphidées.

L'apparition de temps à autre dans la série de générations d'une pareille Diatomée agrandie, ou d'une auxospore si l'on veut, est une nécessité absolue. Une Diatomée qui vit, qui se nourrit, a comme tout organisme une tendance naturelle à s'étendre, à augmenter ses dimensions, mais grâce à la structure particulière de sa membrane siliceuse et notamment à l'emboîtement de ses valves, non seulement elle ne peut s'accroître, mais au contraire elle est forcée de devenir après chaque division de plus en plus petite. Il est évident que cette diminution de taille est un phénomène tout à fait contraire à la nature. Pas de doute que la Diatomée ne l'aime pas et pas étonnant qu'à la fin des fins elle ne perde pour ainsi dire patience et, ne pouvant plus supporter cette contrainte continuelle, elle ne vienne par un effort suprême secouer le joug intolérable, et ne sorte de son emprisonnement pour s'étendre en toute liberté. C'est une simple révolte de la nature contre des conditions anormales, qui retenait la taille d'une manière artificielle dans des limites trop étroites; ce n'est rien qu'un accroissement, qui au lieu de se faire petit à petit

après chaque division cellulaire a été remis de génération à génération et accumulé *in potentia* jusqu'à un moment où, ne pouvant plus tenir, cet accroissement se fait d'une manière subite, brusque, comme par une sorte d'explosion.

Si les conditions particulières dans la structure et composition des membranes n'existaient pas, la Diatomée se serait accrue un peu après chaque division; maintenant elle groupe ces petits accroissements en un seul, qui se fait à de longs intervalles. A ce point de vue, on pourrait donc dire que chaque cellule végétative, qui s'accroît après s'être divisée, représente une auxospore rudimentaire et cette possibilité de rattacher la formation des auxospores du premier type aux phénomènes de croissance normale de toute cellule végétative est aussi ce qui en fait le type le plus primitif. En somme, dans la formation des auxospores de ce type, il ne faut voir qu'un accroissement modifié par la nature particulière des enveloppes siliceuses des Diatomées; ce n'est pas une reproduction, — c'est un phénomène purement végétatif.

Une bonne figure schématique ou un diagramme explique souvent les choses plus facilement que de longues explications ; c'est pourquoi, je présente au lecteur les diagrammes suivants, qui feront ressortir plus clairement tout ce qui vient d'être dit concernant la nature et l'origine des auxospores.

La figure 2 est composée d'une série régulière de petites

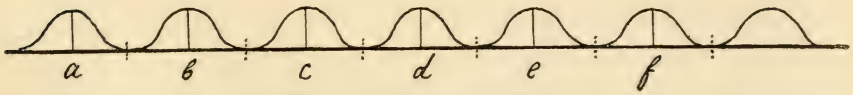


Fig. 2.

ondes, dont chacune représente l'accroissement de la cellule après chaque division, la hauteur des ondes *a*, *b*, *c*, *d*, *e*, *f* indiquant le total de chaque accroissement. C'est le procédé qui caractérise les cellules dont la membrane est composée de cellulose pure. La figure 6 reproduit les choses

telles qu'elles se présentent chez une Diatomée typique ;

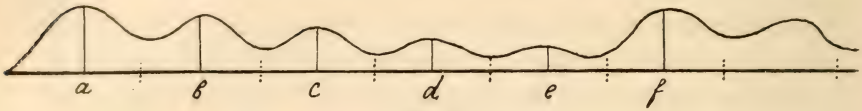


Fig. 3.

ici, la taille diminue après chaque division (indiquée par les lignes ponctuées verticales) de *a* jusqu'à *e*; arrivée à ce

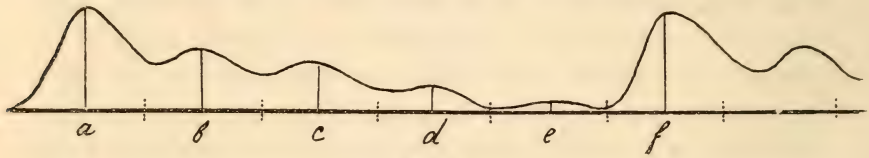


Fig. 4.

point, la taille s'accroît subitement de la longueur *ef*, qui est égale à la somme $a + b + c + d + e + f$ de la figure 2.

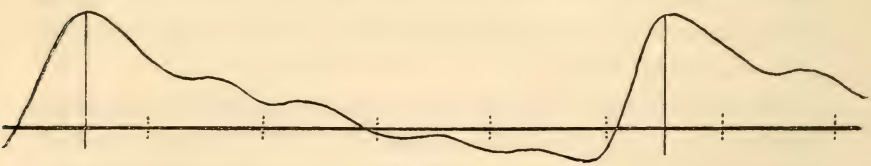


Fig. 5.

Enfin les figures 3, 4 et 5 représentent les formes intermédiaires, avec des membranes de plus en plus silicifiées ; on y

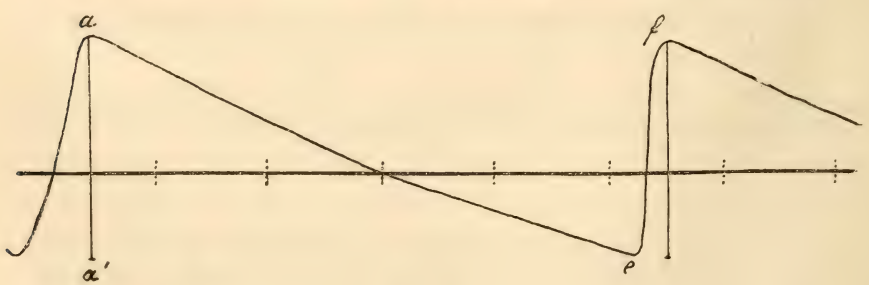


Fig. 6.

voit les accroissements *a*, *b*, *c*, *d*, *e*, diminuer et au contraire l'accroissement *f* graduellement augmenter.

Le procédé de formation des auxospores du premier type est cependant accompagné de certains phénomènes fort intéressants qui malheureusement, mal interprétés, ont donné lieu à des conceptions et des théories qui me paraissent être erronées. Les excellentes recherches de Karsten (1) ont notamment montré que la formation des auxospores chez les Mélosirées est accompagnée de certains changements dans la position et la structure du nucléus, qui prouvent l'existence chez les auxospores en voie de formation d'une tendance à se diviser. Le nucléus se déplace du centre de la valve ancienne, glisse lentement le long des parois et vient se placer au centre de l'extrémité extérieure de l'auxospore. Cette migration du nucléus, qui n'a ordinairement lieu que pendant la division des frustules, est par elle-même déjà une indication d'un début de division ; mais Karsten a réussi à constater un autre phénomène encore qui ne laisse pas de doute sur la signification de cette migration : le nucléolus, pendant que cette dernière a lieu, se divise en deux. Cette division, il est vrai, ne persiste pas, car bientôt nous voyons le nucléus de nouveau pourvu d'un simple nucléolus ; mais ces deux faits combinés suffisent pour démontrer qu'une tendance à la division de l'auxospore existe réellement.

Et cela ne doit pas nous étonner, car qu'est-ce qu'une division cellulaire sinon le résultat logique de son accroissement ; une petite cellule, une cellule jeune encore ne se divise pas, ce n'est que lorsqu'elle atteint un certain volume qu'elle acquiert cette tendance. Or, une auxospore est, comme nous l'avons vu, une cellule subitement agrandie, rien d'étonnant que cet accroissement soit accompagné d'un désir et même d'un commencement de division. Si celle-ci ne s'achève pas, cela ne doit pas nous étonner non plus, parce que ce changement subit de volume a certainement dû produire certains désordres dans les condi-

(1) G. Karsten, *Untersuchungen über Diatomeen*, III, p. 209 et suiv.

tions physiologiques de l'organisme qui empêchent l'acte de division de s'accomplir d'une manière normale. Plus tard des formes parurent (Voy. type II), qui finirent par s'adapter à ces conditions anormales et purent ainsi accomplir l'acte de division d'une manière complète et normale. Mais même ici, une fois l'auxospore formée, elle passe une courte période de repos pendant laquelle tout rentre de nouveau dans l'état normal et la division de la cellule procède régulièrement et se continue de génération en génération formant un nouveau filament de frustules.

C'est ainsi, me paraît-il, qu'il faut envisager ces phénomènes de division avortée accompagnant la formation des auxospores du type I : l'*auxospore n'est qu'une simple cellule végétative et sa division, qu'elle soit avortée ou non, n'est qu'une simple division de cette simple cellule, plus ou moins déviée de son cours normal par cette subite explosion du volume de la Diatomée.*

J'insiste sur ce point, car Karsten croit y voir quelque chose d'extraordinaire et en tire des conclusions qui ne me paraissent pas être justifiées par les faits. Dans cette tendance de l'auxospore à se diviser, il croit voir un indice que la formation d'une auxospore est une modification ou un cas spécial d'une division cellulaire ordinaire. « Das wesentliche Resultat dieser Mittheilung », dit-il, « wäre denn, dass die Auxosporenbildung von Melosira, wie diejenige aller in den früheren Mittheilungen behandelten Formen, sich auf eine modificirte Zelltheilung zurückführen lassen (1) », et plus loin, il développe cette idée en disant que « die Diatomeen ursprünglich nur die Vermehrung und Fortpflanzungsform der Theilung besassen. Die Auxosporenbildung ist eine aus der rein vegetativen Theilung (auf zweierlei Wegen nach bisheriger Erfahrung) abgeleitete Form der Fortpflanzung und Verjüngung (2). »

Que les Diatomées primitives se multipliaient par simple

(1) G. Karsten, *Untersuchungen über Diatomeen*, III, p. 219.
(2) *Loc. cit.*, p. 221.

division cellulaire, ceci est une conclusion d'autant plus juste qu'aujourd'hui encore les Diatomées les plus simples et notamment les Anaraphidées ne se multiplient pas autrement; car s'il y entre une phase particulière, que nous appelons *auxospore*, qu'est-ce que cette dernière sinon une simple cellule végétative agrandie, provenue d'une division cellulaire et à son tour se divisant pour former une nouvelle série de générations? Un Melosira ne se multiplie donc que par division, il y a division avant la formation des auxospores, il y a division plus ou moins modifiée pendant cette formation, et il y a division après la formation. Il est donc exact de dire que les Diatomées primitives se multipliaient par simple division.

Il est aussi exact de voir, comme le fait Karsten (*loc. cit.*), dans les auxospores une conséquence nécessaire de la silification des enveloppes et de l'emboîtement des valves, deux conditions qui empêchent la cellule de s'accroître et diminuent sa taille à la suite de chaque division.

Mais dire que la formation des auxospores est une division cellulaire modifiée me paraît être inexact, et cela pour deux raisons. D'abord parce que les faits contredisent cette assertion, car s'il en était ainsi on devrait s'attendre à voir la division des auxospores le mieux exprimée chez les Diatomées les plus inférieures, et puis devenir graduellement de plus en plus obscure et rudimentaire. Or, c'est l'inverse qu'on constate. Chez les Mélosirées, qui sont les Diatomées les plus primitives que nous connaissions et qui possèdent aussi le type de formation des auxospores le plus primitif, la division de ces dernières est tout à fait rudimentaire, étant réduite à une simple division très passagère encore du nucléolus, tandis que chez le *Rhabdonema arcuatum*, qui est une forme comparativement très élevée, la division de l'auxospore est complète, ne différant en rien d'une division cellulaire ordinaire. A ce point de vue donc, il n'est pas exact de dire que l'auxospore dérive d'une division cellulaire.

Mais il y a une autre raison plus sérieuse encore pour ne pas accepter cette théorie, c'est l'impossibilité de s'en faire une idée claire. En effet, que veut dire cette phrase : la formation des auxospores est une modification d'une division cellulaire? Pour ma part, je n'ai jamais pu réussir à m'en faire une idée nette. La première fois que j'en ai eu connaissance, l'idée ne me parut pas mauvaise, et je me suis dit qu'il se pourrait qu'il en soit ainsi. Mais lorsque j'ai commencé à y réfléchir, j'ai vu que je ne la comprenais pas bien et, chose étrange, plus j'y réfléchissais moins je la comprenais et maintenant je confesse ne pas la comprendre du tout. Si nous remplaçons dans cette phrase les mots « formation des auxospores » par les mots équivalents « agrandissement d'une cellule », elle se lirait de la manière suivante : l'agrandissement d'une cellule est une modification d'une division cellulaire. Pas moyen d'y comprendre quelque chose.

Il y a là évidemment confusion d'idées. Le phénomène de formation des auxospores est un phénomène d'accroissement cellulaire et s'il vient s'y ajouter une division de la cellule sous une forme plus ou moins marquée, cette dernière n'est qu'un phénomène supplémentaire et tout à fait indépendant de la formation de l'auxospore avec laquelle il n'a rien à faire. La cellule accrue peut se diviser, elle peut le faire plus tôt, plus tard, elle pourrait même ne pas se diviser du tout; dans tous les cas, il y aurait formation d'auxospore, car ce qui en fait une ce n'est pas la division ou la non-division, mais l'*accroissement de volume*. A ce point de vue encore, il n'est pas exact de dire que la formation des auxospores est une division de cellule modifiée, car ces deux phénomènes quoique pouvant être concomitants sont de nature tout à fait différente. Je le répète, la formation d'une auxospore est un accroissement, un rajeunissement de la cellule, et la division... ma foi, c'est la division et rien de plus ; ce sont deux ordres de faits tout à fait différents, incomparables, qu'on ne

doit et ne peut rapprocher l'un de l'autre, encore moins les lier par une origine commune. Si en s'accroissant la cellule s'apprête en même temps à se diviser, comme cela a lieu chez les Mélosirées, elle pourrait tout aussi bien s'accroître sans aucun phénomène concomitant de division ; en théorie du moins, c'est tout à fait admissible. Les deux phénomènes peuvent aller l'un à côté de l'autre, mais peuvent aussi exister séparément ; une division peut exister sans formation d'auxospores et une formation d'auxospores peut, en théorie du moins, exister sans la moindre trace de division. Et selon toute probabilité, ce dernier cas a lieu de fait chez certaines Anaraphidées.

Les auxospores sont dérivées d'une nécessité absolue que les Diatomées ont à accroître de temps en temps leur volume, qui diminue continuellement après chaque division, — c'est là l'origine des auxospores, et dire qu'elles dérivent d'une division des cellules, ce n'est pas apporter de la lumière dans la question, mais au contraire l'obscurcir. Pour ma part, je me refuse positivement à réunir ces deux idées : formation des auxospores (accroissement) et division des cellules, tellement elles sont incomparables, incommensurables ; je ne trouve pas de point de rattache, c'est comme si j'avais à rattacher dans mon esprit les phénomènes de digestion avec la division des cellules et lier ces deux phénomènes par un lien d'origine commune. Ce serait simplement une impossibilité mentale.

Ainsi cette théorie des auxospores comme étant une modification de division cellulaire doit être rejetée, non pas parce que la théorie soit mauvaise, mais parce que ce n'est pas une théorie du tout, c'est une simple juxtaposition d'idées que l'esprit se refuse à mettre ensemble. Et je proposerais de remplacer cette théorie par une autre, d'après laquelle *la formation des auxospores serait un accroissement de cellule modifié, un accroissement emmagasiné ou sommarisé* (*ein summirtes Zellenwachsthum*).

Je me suis un peu étendu sur cette question, car elle a

de l'importance pour une juste interprétation des phénomènes se rattachant aux auxospores et surtout pour les disposer dans leur ordre naturel.

Avant de passer au deuxième type, il nous faut mentionner encore un fait ayant rapport au premier type. J'ai dit plus haut qu'une des preuves que ce dernier est le type originaire, c'est qu'il est confiné exclusivement chez les Diatomées inférieures ou les Anaraphidées. Ceci n'est pas tout à fait exact, car nous le retrouvons chez deux espèces du genre Nitzschia, *N. paradoxa* et *N. palea* (1), genre qui appartient à un groupe de Diatomées bien supérieur aux Anaraphidées. Mais cette contradiction n'est qu'apparente. Ici encore, c'est aux excellentes recherches de Karsten que nous devons d'y voir clair; il a démontré que, pendant la formation de l'auxospore, l'un des deux chromatophores du *N. paradoxa* disparaît tandis que l'autre se divise en deux (2) et l'interprétation qu'il donne à ce phénomène, et qui me paraît être correcte, est que l'auxospore de cette Diatomée était originairement sujette à une division probablement suivie d'une conjugaison des deux moitiés de deux cellules mères et que graduellement, probablement sous l'influence d'une nutrition saprophyte, les phénomènes sexuels devinrent de plus en plus réduits, pour disparaître enfin complètement. C'est ainsi que la formation des auxospores chez *N. paradoxa* et *N. palea*, quoique en apparence ne différant en rien de celle des Anaraphidées, est en réalité très différente et la différence est celle-ci : que les auxospores de ces deux espèces étaient autrefois de nature sexuelle, tandis que celles des Anaraphidées ne l'ont jamais été. Aussi pourrons-nous désigner ce type, pour ne pas le confondre avec le type I, par un I*a*.

Type II. — Deux auxospores formées d'une seule cellule mère par simple division de celle-ci

(1) D'après les observations de Miquel.
(2) G. Karsten, *Die Diat. d. Kiel. Bucht*, p. 182.

(type I de Karsten). Ce type semble être caractéristique pour les Bacilloïdées (fig. 7).

Au premier abord, ce type paraît très différent du type I, mais en réfléchissant on arrive à n'y voir qu'une simple variation de ce dernier, une étape plus avancée dans la même ligne d'évolution. En effet, dans le type I, il y a aussi division de l'auxospore, mais cette division y est avortée, ici elle est devenue complète, c'est là toute la différence. Pour comprendre comment le type II a pu dériver du type I, il ne faut pas oublier qu'une auxospore d'une Mélosirée par exemple n'est qu'une cellule agrandie; or, c'est le propre de la cellule de se diviser, seulement chez les Mélosirées, qui représentent le type le plus inférieur des Diatomées, cette division est très incomplète, tout à fait rudimentaire et nous avons vu que la raison probable en était l'accroissement subit du volume de la cellule qui ne pouvait manquer de déranger l'équilibre des forces vitales. Mais les Bacilloïdées représentent un type de beaucoup supérieur aux Mélosirées, qui s'est développé bien longtemps après ces dernières; des milliers, peut-être des centaines de milliers d'années les séparent les uns des autres. Dans cet espace de temps, les Diatomées ont pu s'adapter aux conditions défavorables qu'un accroissement subit de la cellule a dû présenter à l'accomplissement d'une division normale. D'avortée et rudimentaire comme elle l'est chez les Mélosirées, elle a donc pu devenir graduellement normale; d'une simple ébauche, elle a pu ainsi devenir complète; non seulement le nucléolus, mais aussi le nucléus devint capable de se diviser, et graduellement le plasma lui-même put y prendre part et aboutir ainsi à la division de l'auxospore toute entière pour en former deux. C'est donc toujours la même division, dont on ne voit que les premiers pas chez les Mélosirées, mais qui ici s'achève complètement.

Fig. 7. — Type II. Bacilloïdées.

Ainsi, au lieu de considérer, comme le fait Karsten, le type II comme le type primitif, je crois au contraire qu'il est plus conforme aux faits d'y voir un type dérivé du type I, dont il présente un stade plus avancé. Je dis plus conforme aux faits, car en étudiant la distribution des deux modes de division de l'auxospore en formation, l'incomplète ou rudimentaire et la complète, nous voyons que la première se rencontre exclusivement chez les Diatomées les plus inférieures, les Mélosirées, tandis que la division complète apparaît chez les Bacilloïdées, qui sous tous les rapports sont supérieures à ces dernières et elle se maintient et devient même prédominante chez les Raphidées et les Nitzschiées qui certes représentent les types les plus élevés des Diatomées.

Le type II a produit quelques variétés ou sous-types. Le premier est celui du *Rhabdonema adriaticum*, où pendant la formation de l'auxospore le nucléus se divise en deux, l'un reste dans l'auxospore, l'autre est expulsé et disparaît. Voici comment je crois pouvoir interpréter ce phénomène. Dans le type II pur, tel qu'il se présente chez *Rhabdonema arcuatum*, les deux auxospores sont de taille égale (fig. 7). En supposant que l'une des auxospores devienne de plus en plus petite et que finalement, absorbée probablement par l'autre, elle devienne tout à fait rudimentaire, se réduisant au seul nucléus, nous obtenons le sous-type II *b*, qui caractérise le *Rhabdonema adriaticum*. Que ce dernier soit réellement dérivé du type II par une résorbtion graduelle de l'une des auxospores, c'est ce qui ressort du fait que les deux formes se rencontrent dans le même genre.

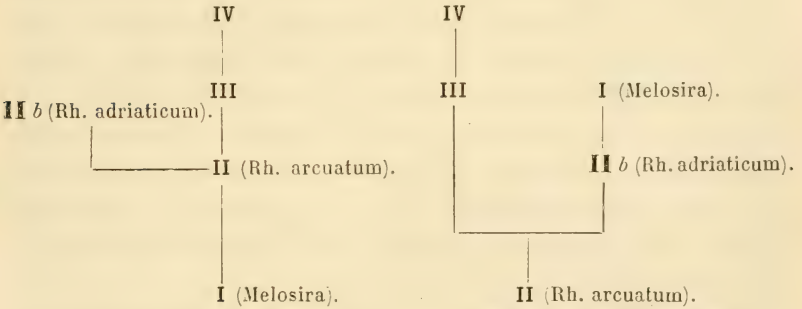
Fig. 8. — Sous-type II *b*, *Rhabdonema adriaticum*.

C'est aussi la manière de voir de Karsten (1); seulement cet auteur me paraît avoir méconnu la signification de ce

(1) G. Karsten, *Die Diat. d. Kiel. Bucht*, p. 181.

phénomène sous un autre rapport. D'après lui, ce procédé serait d'une grande importance : « Die grosse Bedeutung dieser Auxosporenbildung von *Rhabdonema adriaticum* », dit-il, « liegt nun darin, dass der Uebergang von Typus I (mon type II) zu Typus IV (mon type I) damit unmittelbar gegeben ist, dessen Charakteristik in der Herausbildung *einer* Mutterzelle zu *einer* Auxospore liegt » (1). Nous avons déjà vu que le type I n'est dérivé d'aucun autre type, mais qu'il représente le type primitif. Quant au cas du *Rhabdonema adriaticum*, il ne me paraît avoir aucune importance sérieuse, représentant simplement un cas particulier, une petite branche déviée du type II, sans aucune conséquence. C'est une petite curiosité, voilà tout.

La manière différente dont Karsten et moi envisageons ce cas ressortira plus clairement de la comparaison des deux petits arbres généalogiques suivants :



Position du sous-type II *b* d'après moi.

Position du sous-type II *b* d'après Karsten.

La deuxième variété, que nous désignerons par II *a*, est représentée par le *Synedra affinis*. Celle-ci est au contraire de la plus grande importance, car c'est elle qui ouvre la porte aux phénomènes sexuels. En apparence cependant cette variation paraît insignifiante, car ici aussi la cellule mère produit deux auxospores par simple division, tout à

(1) *Loc. cit.*, p. 181.

fait comme dans le type, dont elle ne diffère que par la division du nucléus de chaque auxospore en deux (fig. 9); les deuxièmes nucléus disparaissent d'ailleurs plus tard pour n'en laisser qu'un seul pour chaque auxospore (1).

Pour apprécier ce fait à sa juste valeur, il faut avoir en vue que, comme les excellentes recherches de Karsten le démontrent, la copulation de deux individus ou de deux auxospores ne se fait jamais avant qu'une division préalable du nucléus, soit en deux, soit en quatre, ne se soit faite. Les nucléus entiers des deux cellules copulantes, comme les faits le prouvent, ne peuvent pas s'unir; pour l'accomplissement de cet acte il devient nécessaire qu'une portion du nucléus originaire se détache pour se perdre. Cette réduction du nucléus est sans doute un phénomène analogue à la formation des corpuscules directeurs (Richtungskörperchen) chez les animaux et trouve son explication dans la théorie de Weismann, d'après laquelle une moitié des ides du plasma germinatif doit se séparer avant la fécondation afin de donner place aux ides un peu différents d'un autre individu dans le but de produire un plus grand nombre de variations individuelles si nécessaires pour la sélection naturelle.

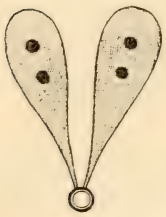


Fig. 9. — Sous-type II *a*, *Synedra affinis*.

Quoi qu'il en soit, les faits ne laissent aucun doute qu'une division préalable ou réduction du nucléus est une condition nécessaire pour que la copulation de deux individus puisse avoir lieu. Deux Diatomées ou deux auxospores dont les nucléus ne seraient pas réduits par division ne peuvent pas copuler. Or, s'il en est ainsi, le type II dans son état pur ne pourrait jamais donner lieu au type sexuel, car chaque auxospore n'y possède qu'un seul nucléus non réduit. Afin que la formation sexuelle des auxospores puisse avoir lieu

(1) G. Karsten, *Die Diatom. d. Kieler Bucht*, p. 24.

il devient donc nécessaire qu'un type apparaisse analogue au type II, mais en différant par la présence de deux nucléus dans chaque auxospore. Ce n'est que lorsque de pareilles Diatomées ont paru que la copulation devint possible. On peut donc réellement dire que cette variation du type II, ou ce sous-type représenté par *Synedra affinis*, ouvre la porte à la sexualité, et c'est sous ce point de vue qu'il faut le considérer.

C'est une forme intermédiaire entre le type asexuel II et le type sexuel III, ou plutôt une forme préparatoire, car au fond dans le sous-type II *a* il n'y a encore aucune trace de sexualité : de copulation il n'y existe rien et quant à la division du nucléus, celle-ci n'a pu avoir à cette période encore aucune signification sexuelle. Elle l'aura plus tard, mais à l'origine cette division devait jouer certainement un rôle différent. Car il serait ridicule de supposer qu'une Diatomée ait produit ce type préparatoire dans la prévision que ses descendants en auront besoin pour pouvoir accomplir l'acte de copulation. A l'origine, c'est-à-dire dans le sous-type II *a*, c'était probablement une simple division végétative incomplète et avortée, ici dans la deuxième génération de cellules, comme elle l'était dans la première dans le type I. Dans ce dernier, c'est la première génération qui présentait des obstacles insurmontables à une division complète de l'auxospore ; dans le type II, ces obstacles ont été surmontés et la division s'achève normalement, mais ils persistent dans la deuxième génération et ici les efforts de la cellule ne parviennent pas à les surmonter ; donc la division reste, pour une fois encore, incomplète. Ce n'est que plus tard, dans les formes supérieures des Diatomées, que la nature s'empara de ce phénomène de division incomplète et l'utilisa, en le changeant un peu, dans un but sexuel.

Le sous-type II *a* est donc une forme intermédiaire théoriquement nécessaire et, s'il n'était pas connu, il faudrait le créer comme une hypothèse inévitable. Si le type

suivant (III) existe (Voy. fig. 10), ce n'est que parce que les deux moitiés droite et gauche dont il est composé ont préalablement existé; or, chacune de ces deux moitiés ne représente que le sous-type II *a*, comme on peut facilement s'en convaincre en comparant chaque moitié, droite ou gauche, de la figure 10 avec la figure 9.

Je regrette de me trouver, ici encore, en contradiction complète avec M. Karsten. Cet auteur considère ce sous-type au rebours; pour lui ce n'est pas le commencement d'une nouvelle ligne d'évolution, la ligne sexuelle, mais un phénomène rudimentaire, un reste d'une reproduction sexuelle dégénérée. Pour moi, c'est l'aurore de la sexualité; pour lui, c'en est le crépuscule. M. Karsten doit cependant admettre qu'on peut considérer ce sous-type à deux points de vue: comme le commencement d'un phénomène ou comme sa fin, et si ces deux possibilités existent, il faut avoir des raisons suffisantes pour accepter l'une et rejeter l'autre. Cependant si nous cherchons dans ses ouvrages les raisons qui le font considérer ce type comme une sexualité dégénérée, nous ne les trouvons pas; il ne mentionne même pas l'autre possibilité. Et pourtant, c'est précisément cette autre explication qu'il faut choisir entre les deux, parce qu'il existe des raisons sérieuses pour la préférer, tandis qu'il n'en existe aucune pour préférer l'autre.

Ces raisons sont les suivantes. D'abord on devra convenir que le type sexuel est un type plus compliqué que le type asexuel, et comme tout se développe du simple au complexe il faut admettre que le type sexuel s'est développé du type asexuel. Le type II *a* étant purement asexuel, nous sommes donc amené à admettre que c'est lui qui est le type primitif dont le type III a tiré origine et non pas *vice versâ*, à moins qu'il n'y ait quelque raison sérieuse de supposer une évolution regressive, qui dans le cas présent n'existe pas.

Ensuite M. Karsten doit bien admettre que le type II pur et simple (fig. 7), c'est-à-dire avec un seul nucléus indivis dans chaque auxospore, n'a pas pu se transformer directement

en le type sexuel III (fig. 10), qu'il a dû exister une forme transitoire analogue au type II *a*, sinon identique à celui-ci. Si même il ne considère pas *Synedra affinis* comme représentant cette forme intermédiaire, il doit admettre l'existence d'une forme hypothétique de ce genre. Or pourquoi créer une forme hypothétique lorsque celle-ci existe déjà en réalité dans le *Synedra affinis*, pourquoi multiplier les hypothèses plus qu'il n'est nécessaire ? Ainsi, en acceptant ma manière de voir, on évite une hypothèse inutile, et c'est là la deuxième raison pour préférer ma manière de voir à celle de M. Karsten.

Enfin, si l'on accepte l'interprétation de cet auteur, on arrive logiquement et nécessairement à cette conclusion à laquelle il est en effet arrivé, que les Synedra étaient autrefois des formes sexuelles, qu'ils dérivent des Raphidées, qu'ils étaient, en un mot, des Diatomées pourvues d'un raphé dont leur pseudoraphé serait un reste. « Synedra, dit-il, muss... in früherer Zeit auch beweglich gewesen sein; es ist also vermuthlich ihre Pseudoraphe der Ueberrest eines früher funktionsfähigen Bewegungsorganes (1). » Or les Synedrées sont si intimement liés aux Fragilariées qu'il faudrait alors considérer toute la tribu des Fragilarioïdées comme dérivée des Raphidées et on arriverait ainsi à une évolution de formes inférieures des formes supérieures, c'est-à-dire à une évolution à rebours. En acceptant ma manière de voir on n'arrive à rien de pareil ; ce sont au contraire les formes mobiles, les Navicules et autres Diatomées supérieures qui se seraient développées des Diatomées immobiles et inférieures, ce qui est en conformité avec la loi générale de l'évolution. L'idée des Synédrées comme étant dérivées des Naviculacées est des plus invraisemblables et n'a aucun fait à l'appui.

Jusqu'ici nous n'avons considéré que les types de formation des auxospores purement asexuels. Passons main-

(1) G. Karsten, *Die Diat. d. Kieler Bucht.* p. 178.

tenant à la deuxième classe, caractérisée par la présence de phénomènes sexuels qui l'accompagnent. Cette classe présente aussi plusieurs types, dont le plus primitif et l'originaire est celui que j'appellerai type III.

Type III : Deux cellules mères se divisent en deux cellules sœurs qui copulent réciproquement pour former deux auxospores (Type II de Karsten).

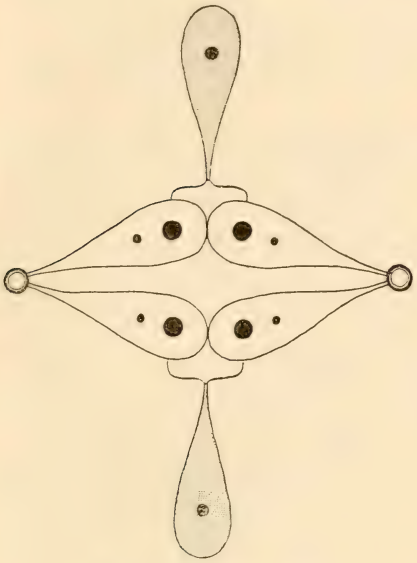


Fig. 10. — Type III.

C'est le type des Raphidées et de Nitzschiées.

Ici deux cellules mères se juxtaposent (fig. 11); elles diffèrent parfois sous certains rapports, comme par exemple chez *Achnanthes longipes* et *Brebissonia Bœckii* où l'un des individus (à présumer le mâle) se détache du pédoncule tandis que l'autre (l'individu femelle) reste attaché ; chaque individu mère donne naissance à deux cellules sœurs (fig. 12). A cette période nous avons le type II dupliqué (Voy. fig. 7); puis chaque nucléus se divise en deux (fig. 13) (1), c'est le type II *a* dupliqué (Voy. fig. 9). Enfin chaque moitié ou chaque cellule sœur copule avec la cellule sœur de l'individu opposé en formant une auxospore (fig. 10), — c'est le type III.

Ainsi, pendant la formation des auxospores de ce type, nous avons toute une série de stades qui, sous une forme

(1) Dans cette figure, ainsi que dans la figure 10 et toutes les suivantes, les deux cellules mères représentées par des cercles devraient rester juxtaposées comme sur la figure 12, ce qui est impossible à représenter en dessinant ces figures schématiques sur un seul plan, celui du papier, seule méthode de les rendre simples et compréhensibles. Le lecteur devra donc avoir en vue que les cercles ne sont en réalité pas séparés, mais juxtaposés.

un peu simplifiée, reproduisent un à un tous les types consécutifs par lesquels cet acte a passé dans les âges pour arriver au type III; en d'autres termes, nous avons ici une sorte d'ontogenèse répétant la phylogenèse. En effet, en comparant le type III avec le type précédent, on voit bien que le premier n'est que le résultat de la copulation de deux exemplaires du type II, comme la comparaison des figures 10 et 13 avec la figure 9 le démontre clairement; chacune des moitiés droite et gauche des premières correspondent exactement à la figure 9 qui représente le type II *a*, et avant la division du nucléus les deux moitiés

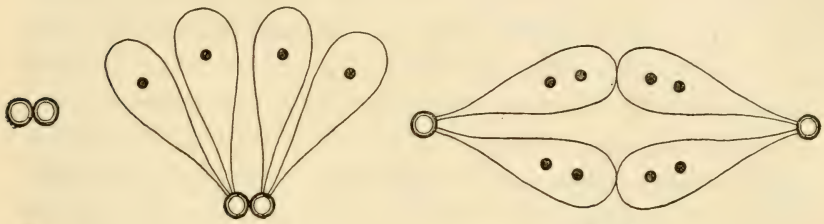


Fig. 11. Fig. 12. Fig. 13.

Formation des auxospores d'après le type III.

Fig. 11. Deux Diatomées juxtaposées. — Fig. 12. Contenu de la cellule divisé en deux = type II. — Fig. 13. Nucléus divisés en deux = type II *a*.

(fig. 12) sont identiques avec le type précédent II (fig. 7). Cette coïncidence du développement individuel avec l'évotion des types me paraît être aussi une indication sérieuse, que la manière dont je me représente cette évolution est la vraie.

Et maintenant que nous connaissons les trois types principaux de la formation des auxospores, il nous sera facile de voir qu'il existe un passage graduel depuis le type I (fig. 1), en passant par les types II (fig. 7), II *a* (fig. 9), pour arriver jusqu'au type III (fig. 10). Toutes les formes intermédiaires sont représentées dans une série ininterrompue; il ne manque aucun chaînon.

J'insiste un peu sur ce fait, car il se pourrait qu'on veuille chercher d'autres formes intermédiaires, des commence-

ments de sexualité, des premières étapes. Selon moi, ce serait peine perdue : le seul pas préparatoire est celui du type II *a*, où le nucléus se divise en deux; une fois ce pas accompli, il ne reste plus que de procéder à la copulation de deux individus sans autres préambules. Les deux cellules du type II *a* peuvent chacune former une auxospore et donner ainsi naissance à deux générations de Diatomées; ou bien elles peuvent copuler avec les deux cellules d'un autre individu de la même espèce; elles peuvent copuler ou ne pas copuler, mais il ne saurait exister un état troisième, intermédiaire entre ces deux états. Le chercher est donc une chose inutile. On peut tirer un coup de fusil ou ne pas le tirer, mais il n'y a pas d'acte intermédiaire. De même pour la copulation. C'est pourquoi je crois qu'entre le type II *a* et le type III il ne peut y avoir de forme intermédiaire et qu'il me paraît certain que tous les types entre I et III ont été trouvés. Et cela en majeure partie grâce aux excellentes recherches de Karsten.

C'est à lui que nous devons de voir clair dans cet ordre de phénomènes, car sans l'aide des faits nombreux et bien constatés qu'il nous a donnés il me serait impossible d'arriver aux conclusions développées plus haut.

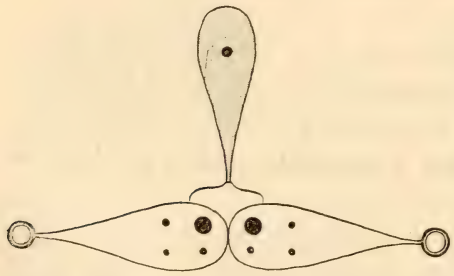


Fig. 14. — Type IV, *Surirella* et probablement *Auricula*. — *a*, auxospore.

Du type III *a* s'est directement développé le type suivant.

Type IV : Deux cellules se juxtaposent, leur contenu se fusionne pour former une seule auxospore (type III de Karsten). — Ce qui caractérise ce type, c'est le fait important, découvert aussi par M. Karsten (1), que le nucléus

(1) G. Karsten, *Die Auxosporenbildung der Gattungen Cocconeis, Surirella und Cymatopleura* (Flora oder Allgemeine bot. Zeitung, 1900, vol. LXXXVII, n° 3, p. 256).

de chaque cellule qui entre en copulation se divise en quatre dont trois disparaissent et les deux restant se fusionnent pour former le nucléus de l'auxospore. Cette double division du nucléus est une preuve évidente que le type IV n'est qu'une modification simplifiée du type III. En effet, si l'on compare les figures 14 et 10, on peut voir que les deux moitiés droite et gauche sont dans les deux cas homologues, car dans l'un comme dans l'autre type nous y voyons quatre nucléus, avec cette seule différence que dans le type III les deux paires de nucléus sont situées dans deux cellules séparées, tandis qu'ici elles occupent la même cellule, qui néanmoins représente deux cellules partiellement divisées. Qu'on suppose les deux cellules sœurs du côté droit ou gauche de la figure 10 fusionnées et l'on obtiendra le type IV, de même qu'en supposant la cellule droite ou gauche de la figure 14 complètement divisée, le plasma y compris, nous obtenons le type III. Quant au fait que dans le type IV il n'existe qu'une seule auxospore, cette différence n'est pas essentielle, car ce fait n'est que la conséquence logique et inévitable du fait que la division des cellules copulantes est incomplète.

Jusqu'ici j'étais forcé tout le temps de critiquer la manière de voir de M. Karsten et de prendre une position diamétralement opposée à celle qu'occupait cet auteur. Je suis heureux, dans ce cas, de pouvoir enfin me ranger complètement du côté de l'éminent auteur allemand. C'est lui qui a fait ces découvertes extrêmement importantes et c'est lui aussi qui les a interprétées d'une manière tout à fait correcte.

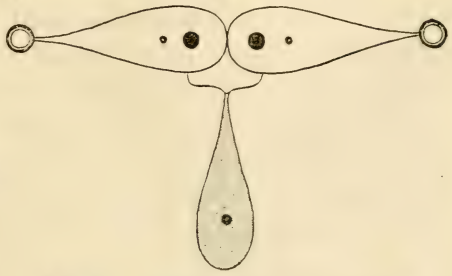


Fig. 15 — Sous-type IV *a* : *Cocconeis*.

C'est aussi lui qui a découvert et bien interprété une

variation très intéressante du type IV, qui caractérise les Cocconeis et que nous appellerons IV *a* (fig. 15). Cette variation, si on ne l'observe que superficiellement, ne diffère en rien du type même, car ici aussi deux cellules fusionnent leur contenu pour former une seule auxospore, mais comme M. Karsten l'a montré (1), la manière dont se comporte le nucléus est toute différente. Celui-ci au lieu de se diviser deux fois, comme dans le type, ne se divise qu'une seule fois, de sorte qu'au lieu de quatre nucléus chaque cellule n'en contient que deux, dont un disparaît. Que nous ayons là une nouvelle réduction du type III, c'est ce qui ne peut être mis en doute; l'explication suivante le rendra plus évident. Dans le type III (fig. 10), nous avons les trois phases consécutives suivantes :

1re Phase : le nucléus originaire se divise en deux.

2e Phase : la cellule se divise en deux.

3e Phase : chaque nucléus se divise de nouveau en deux.

Dans le type IV, la deuxième phase a disparu; dans le sous-type IV *a*, ce sont les deux phases deux et trois qui ont disparu. Cette variation est donc une forme dégénérée du type IV, qui de son côté représente un état dégénéré du type III; de sorte que le sous-type peut également être considéré comme un état dégénéré du type III, seulement à un degré plus grand que le type, ce qui concorde avec le fait que les Cocconeis sont eux-mêmes des formes dégénérées. Or s'il en est ainsi, il devient nécessaire d'admettre que les ancêtres des Cocconeis avaient des auxospores formées d'après le type IV, ce qui nous amène à la conclusion intéressante que ce type doit exister parmi les Monoplacatæ. C'est peut-être dans le genre Anomœoneis qu'il faut le chercher.

La dégénération ou simplification du type IV ne s'est pas arrêtée à la variation IV *a*, elle est allée plus loin encore et a produit dans le Cymatopleura un type si différent

(1) G. Karsten, *Die Auxosporenbild. d. Gatt. Coccon., Sur. u. Cymat., loc. cit.*, p. 253.

des autres qu'il me paraît nécessaire d'en former un type à part, qui sera le type V.

Type V : Dans ce type, deux cellules mères se juxtaposent, mais leur contenu ne se fusionne pas, et chaque cellule forme une auxospore sans qu'il y ait division du nucléus (fig. 16) (1).

Ici ce sont toutes les trois phases 1, 2 et 3 du type III qui ont disparu, et même l'acte de copulation n'existe plus, ne s'étant conservé que sous forme d'une juxtaposition. C'est déjà un procédé presque asexuel. Et je crois que la raison que M. Karsten invoque pour expliquer cette réduction de la sexualité est très vraisemblable : les Cymatopleura, comme je l'ai observé aussi, sont constamment recouverts de matières étrangères, en grande partie probablement organiques, dont ils se nourrissent ; ces conditions, qui en font des plantes en quelque sorte saprophytes, ont eu pour résultat de réduire les phénomènes sexuels jusqu'à leur disparition presque complète. C'est, en effet, un fait connu que la vie saprophyte ou parasitaire exerce sur les organes et fonctions sexuels des plantes une influence destructive (2).

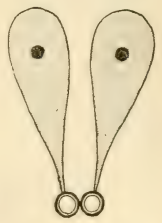


Fig. 16. — Type V, *Cymatopleura.*

Enfin, chez certaines espèces du genre Nitzschia (*N. palea*, *N. paradoxa*), cette dégénérescence de la sexualité atteint son maximum, car chez elles il n'y a pas même juxtaposition de deux individus comme dans le genre Cymatopleura, mais chaque individu forme une seule auxospore tout à fait comme dans le type I. La figure schématique d'une auxospore du *Nitzschia palea* correspondrait donc exactement à la moitié de la figure 16 et ne différerait en rien de la figure représentant le type I (fig. 1, p. 228). Et c'est aussi à l'influence de cette même cause, nutrition sapro-

(1) G. Karsten, *loc. cit.*, p. 268.

(2) M. Möbius, *Parasitismus und sexuelle Reproduction im Pflanzenreiche* (Biologisches Centralblatt XX, n° 17, 1900 ; cité d'après Karsten).

phyte, que M. Karsten attribue la disparition complète de la sexualité chez ces Nitzschiées; car dans ce genre aussi nous retrouvons une forte tendance des Diatomées à devenir saprophytes, ce qui va de pair avec le fait que c'est dans ce groupe que nous rencontrons le plus souvent des formes totalement incolores.

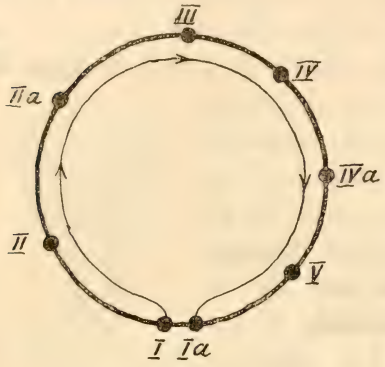


Fig. 17.

C'est ainsi qu'en commençant par les Mélosirées et en finissant par le *Nitzschia palea*, nous avons un cycle continu et ininterrompu de formes (fig. 17) liées par toutes les transitions possibles, tantôt graduellement ascendant vers la sexualité (I, II, II *a*, III), tantôt plus graduellement encore descendant vers un type entièrement dépourvu de toute trace de sexualité (III, IV, IV *a*, V, I *a*).

Fig. 18. — *Achnanthidium subsessile*, d'après Karsten (2).

Il me reste à mentionner un type tout à fait particulier, trouvé aussi par Karsten (1), qui ne saurait être rattaché à aucun autre et devra former par conséquent un type à part, le type VI, représenté par *Achnanthidium subsessile* (fig. 18). Il est caractérisé par ce fait extrêmement curieux qu'un seul individu prend part à la formation de l'auxospore, et que néanmoins il y a copulation; le fait est que la cellule mère se divise en deux cellules sœurs, et celles-ci copulent pour former l'auxospore. Il y a ici copulation, par conséquent sexualité, et en même temps tous ces phénomènes s'accomplissent dans les limites d'un seul individu; c'est

(1) G. Karsten, *Die Diat. d. Kiel. Bucht*, p. 179.

(2) L'observation de M. Karsten concernant le mode de formation des auxo-

donc un cas d'hermaphroditisme. Le fait qu'il n'existe rien de pareil dans aucune autre Diatomée, que ce type ne peut être rattaché par aucune forme intermédiaire aux autres types et ne peut en être dérivé théoriquement, enfin, que dans les autres espèces du même genre, le procédé de formation des auxospores est tout à fait différent (type III), tout cela élève certains doutes sur l'exactitude de l'observation. De nouvelles recherches sont donc nécessaires pour confirmer ce fait par trop isolé.

Quant au *Stauronella constricta*, dont la formation des auxospores présente aussi des particularités très étranges, cette forme, comme M. Karsten l'admet lui-même, n'est pas suffisamment étudiée pour qu'il soit nécessaire de s'y arrêter.

Voici donc, pour résumer, la classification naturelle des auxospores, d'après leur mode de formation :

Classe I : **Auxospores asexuelles** se formant sans copulation et d'un seul individu.....	*Diatomaceæ Immobiles.*
Type I. — Une auxospore se formant d'une seule cellule mère (type IV de Karsten).....	*Anaraphidées.*
a. *Sous-type Ia*, même que le précédent, mais dérivé du type sexuel.....	*Nitzschia paradoxa*, *N. palea.*
Type II. — Deux auxospores se formant d'une seule cellule mère (type I de Karsten).....	*Bacilloïdées* (*Rhabdonema arcuatum*, *Licmophora*) (1).
a. *Sous-type II a*, nucléus se divisant temporairement en deux.....	*Synedra affinis.*
b. *Sous-type II b*, l'une des auxospores réduite au seul nucléus.....	*Rhabdonema adriaticum.*

spores chez *Achnanthidium subsessile* est basée sur une erreur, comme cela ressort des recherches très circonstanciées d'un auteur russe, le professeur L. Reinhard, faites il y a déjà longtemps, dont M. Karsten n'a pas eu connaissance. Les recherches de M. L. Reinhard ont montré que les auxospores se forment chez cette espèce de la même manière que chez *Achnanthidium brevipes*, c'est-à-dire d'après le type III (*Bulletin de la Société des Naturalistes de la Nouvelle-Russie*, 1885, vol. IX).

(1) Les auxospores du genre Licmophora ont été observées par L. Reinhard. J'ai aussi eu l'occasion de les observer récemment chez une espèce et je puis confirmer en tous points les observations de M. Reinhard.

Classe II : Auxospores sexuelles formées par la copulation de deux cellules	*Diatomaceæ Mobiles.*
Type III. — Deux cellules mères se divisent en deux cellules sœurs, chaque moitié copulant avec la moitié de l'autre individu en formant deux auxospores (type II de Karsten)	*Raphidées, Nitzschiées.*
Type IV. — Deux cellules forment une auxospore	*Surirella, Auricula, Eunotia, Cocconeis.*
Le nucléus des cellules mères se divise en quatre (type III de Karsten)	*Surirella.*
a. *Sous-type IV a*, le nucléus des cellules mères se divise en deux	*Cocconeis.*
Type V. — Deux cellules se juxtaposent mais ne copulent pas, produisant deux auxospores (sexualité réduite)	*Cymatopleura.*

Tels sont les faits concernant les auxospores. Voyons maintenant les conclusions qu'on peut en tirer au point de vue des affinités et de la généalogie des Diatomées.

Le premier fait qui se dégage de l'étude des auxospores et de leur mode de formation, c'est que tous les différents types peuvent être réduits à deux types ou classes principaux, qui sont nettement tranchés : le type asexuel sans copulation, et le type sexuel avec copulation en comprenant dans ce dernier tous les cas où la sexualité est plus ou moins réduite et effacée (*Cymatopleura*) ou même complètement disparue (*Nitzschia paradoxa*, *N. palea*) ; ces derniers présentent des cas d'asexualité secondaire, dérivés du type sexuel et qu'on ne saurait par conséquent confondre avec les types asexuels primaires.

Or, s'il en est ainsi, nous avons là un excellent caractère systématique qui peut servir de base à la division des Diatomées en deux groupes. Que ce caractère est excellent, qu'il peut et même doit servir de base à une classification, est démontré par la science de la Botanique entière : partout, dans tous les groupes du règne végétal, une classification basée sur les phénomènes sexuels est toujours la meilleure, la plus sûre et la plus naturelle. Et puisque nous avons ici un excellent caractère d'ordre sexuel, prenons-le pour base et divisons les Diatomées en deux groupes : 1° Diatomées

asexuelles, et 2° Diatomées sexuelles. Or, si nous agissons ainsi et que nous examinions les formes qui appartiennent soit à l'un, soit à l'autre de ces deux groupes, nous remarquerons, à notre grand étonnement (et j'ajouterai à ma grande satisfaction), que le premier groupe des Diatomées asexuelles ne renferme que des Diatomées Anaraphidées et Bacilloïdées (1), c'est-à-dire exclusivement des Diatomées Immobiles, tandis que le deuxième groupe des Diatomées sexuelles est aussi exclusivement composé des Raphidées et Carinatæ, c'est-à-dire des Diatomées Mobiles. *Toutes les Diatomées Immobiles sont asexuelles* (2). *Toutes les Diatomées Mobiles sont sexuelles ou l'ont été*. En divisant donc les Diatomées en asexuelles et sexuelles, on les divise en même temps en immobiles et mobiles. Peut-on désirer une meilleure preuve que le système de classification que j'ai proposé il n'y a pas longtemps est le seul vrai, le seul naturel. Même la subdivision en quatre groupes : Anaraphideæ, Bacilloïdeæ, Carinatæ et Raphideæ, se trouve assez bien confirmée par les auxospores, car en laissant les détails de côté, on peut dire que les Anaraphidées ont un type à part propre à elles seules, et qui ne se rencontre pas ailleurs (type I), les Bacilloïdées en ont un autre qui leur est spécial aussi (type II), les Raphidées et Nitzchiées un troisième (type III) et les Surirellées, ainsi que le genre Auricula dont elles dérivent, un quatrième (type IV).

Mais une autre conséquence bien plus importante encore ressort de l'étude des faits que nous présentent les auxo-

(1) Voy. pour ces termes ma note : *Sur la classification des Diatomées*, in *Scripta Botanica* (Saint-Pétersbourg, 1901, fasc. XVIII).

(2) La seule exception qui paraît contredire cette conclusion est celle que présente *Eunotia pectinalis*, chez lequel les auxospores, comme l'a montré W. Smith, se forment d'après le type IV, c'est-à-dire par voie sexuelle. Mais cette contradiction n'est pas réelle ; car, comme le prouvent mes observations ainsi que celles de T. C. Palmer (*Observations on errant frustules of Eunotia major*, in *Proceedings of the Academy of Natural Sciences of Philadelphia*, 1898), *Eunotia* est une forme mobile possédant un raphé et par conséquent ce genre n'appartient pas aux Fragilarioïdées, mais doit être placé dans le groupe des Diatomées Mobiles.

spores : ces faits confirment en tout point mes théories sur l'évolution des Diatomées, ne les contredisant sur aucun point.

Pour le montrer, il est évidemment nécessaire d'exposer ces théories, ce qui sera difficile à faire en peu de mots.

Dans un ouvrage volumineux sur l'organisation et les affinités des Diatomées que je viens de terminer, je développerai tout un système de théories très élaboré sur l'évolution et la généalogie des Diatomées qui, au moment où je les écrivais, étaient basées uniquement sur la structure extérieure et intérieure des Diatomées. Dans ce système, les faits concernant les auxospores ont été entièrement laissés hors de vue et cela parce que tels qu'ils étaient présentés par les auteurs, ils ne me paraissaient jeter aucune lumière sur la question. Ce n'est qu'après avoir complètement terminé cette partie de mon ouvrage que je me suis mis à étudier de plus près tout ce qui a été publié concernant la formation des auxospores, et c'est alors que les idées développées dans cet article me sont venues à l'esprit. J'ai vu alors qu'en donnant une nouvelle interprétation aux faits concernant les auxospores, ceux-ci se trouvaient être en accord complet avec les théories sur l'évolution des Diatomées auxquelles j'étais conduit par un ordre de faits tout à fait différent.

Pour faire ressortir cet accord, il est donc nécessaire d'exposer ici, ne fut-ce que très brièvement, l'ordre d'évolution des Diatomées. La place ne permettant pas d'entrer dans l'examen des faits qui servent de base à cette théorie, l'exposé aura nécessairement un caractère purement dogmatique.

Comme les plus primitives parmi les Diatomées existantes, je considère les Mélosirées. Mais celles-ci sont elles-mêmes déjà trop spécialisées pour avoir pu donner origine aux Diatomées bilatérales. J'admets donc une forme hypothétique plus primitive encore, qu'on pourrait nommer *Urococcus*, qui d'un côté a donné naissance aux Mélosirées et

par celles-ci plus tard aux Biddulphiées et Discoïdées, d'un autre côté aux formes bilatérales primitives. La cause de l'origine de ces deux lignes d'évolution doit être attribuée au fait que dans un cas les frustules de l'*Urococcus* étaient disposés le long de leur axe pervalvaire (fig. 19), dans l'autre ils se touchèrent par leur bord équatorial (fig. 20). Se touchant par deux points opposés, les valves n'étaient plus soumises à des conditions uniformes de tous les côtés et une bilatéralité en fut une conséquence nécessaire. C'est ainsi que se formèrent les *Fragilaria* en zigzag, puis les *Synedra*, *Raphoneis*, etc.; de ceux-ci se développèrent les Tabellarioïdées par une extension de la zone qui pour devenir plus solide a formé des *septa*. L'ancêtre commun de ces dernières, que j'appelle *Copuloneis*, a donné naissance à la première forme mobile — le *Protoneis mobilis* à zone complexe — héritage du *Copuloneis*. Certains faits font supposer que ce *Protoneis* a été d'une taille extrêmement petite, si petite qu'un seule granule pouvait y trouver place. C'est ce granule qui deviendra la plaque unique des Archaïdées (1), — groupe primitif des Diatomées mobiles auquel *Protoneis* a donné naissance, lui ayant transmis la plaque unique et la zone complexe. Cette plaque s'est développée dans trois directions.

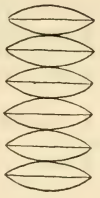


Fig. 19.

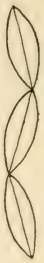


Fig. 20.

Première direction : elle s'est conservée comme plaque unique en produisant les *Monoplacatæ* (1).

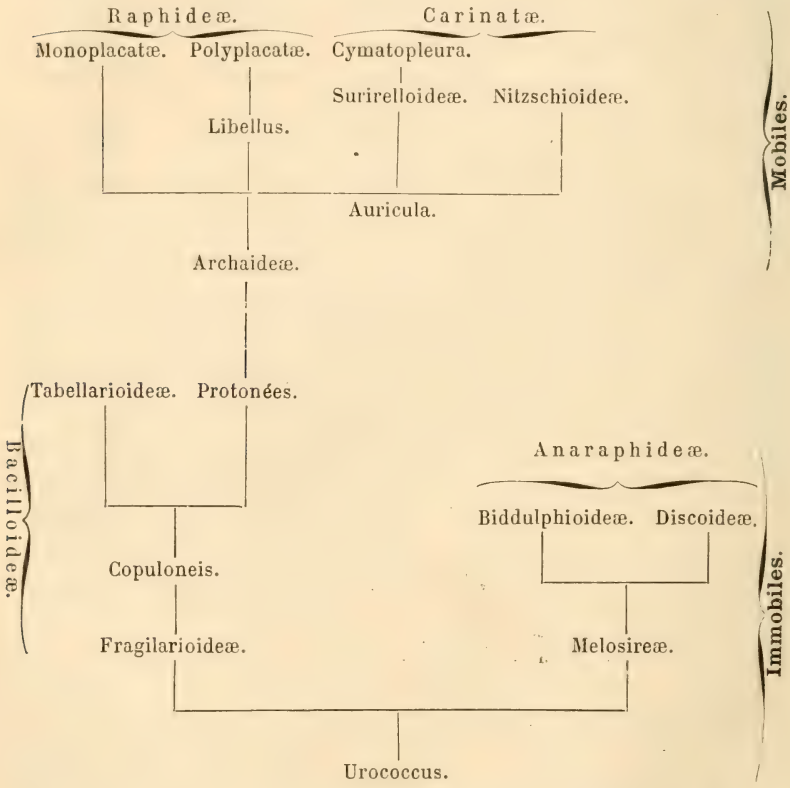
Deuxième direction : elle s'est pliée soit sous forme d'un **U**, soit sous forme d'un **N**, s'est déchirée au point de plissement et a donné naissance dans le premier cas aux

(1) Pour l'explication de ces termes nouveaux : Archaïdées, Monoplacatæ, Polyplacatæ, etc. voy. mon article : « Les types de l'Endochrome chez les Diatomées » dans *Scripta Botanica* (Saint-Pétersoburg, 1903, fasc. XX).

Surirellées par l'intermédiaire de l'Archaïdée *Auricula* (1), dans le deuxième aux *Diplacatæ* par l'intermédiaire du genre *Libellus*. Des *Diplacatæ* sont sorties les branches latérales : *Tetraplacatæ* et *Pleurotropideæ*.

Troisième direction : la plaque s'est divisée transversalement en deux en donnant naissance aux Nitzschiées.

L'arbre généalogique simplifié et très abrégé des Diatomées pourra donc être représenté comme suit :



Tel est l'arbre généalogique des Diatomées, fruit de longues méditations, et dans la construction duquel un

(1) C. Mereschkowsky, *Loi de translation des stades chez les Diatomées* (Journal de Botanique. Paris, 1903).

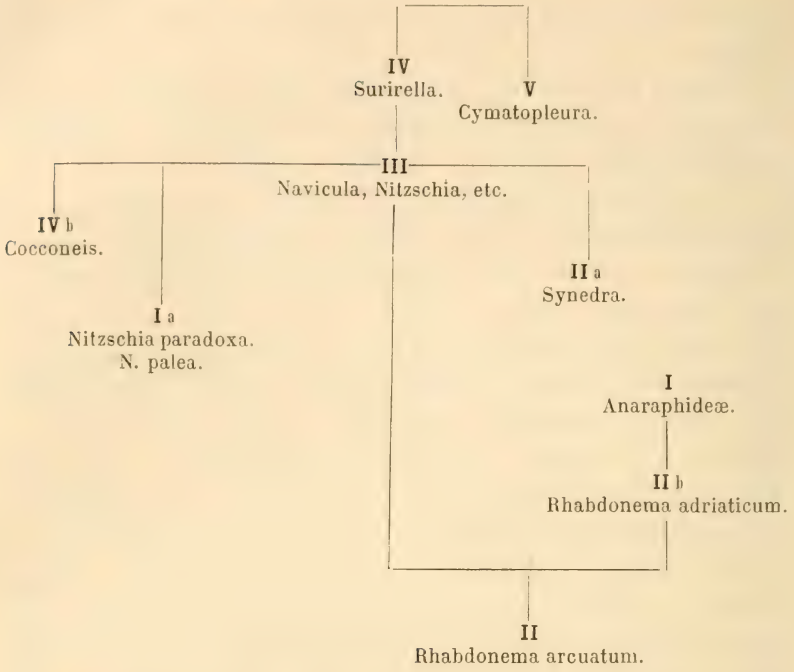
nombre de faits très considérable a été pris en considération.

Il nous importe maintenant de savoir si les faits relatifs aux auxospores sont conformes à l'évolution des Diatomées, telle que nous venons de l'établir, ou non.

Il est facile de montrer que ces faits non seulement ne contredisent en rien mes théories généalogiques, mais au contraire qu'ils sont en harmonie parfaite avec celles-ci, les confirmant parfois jusque dans les détails. Seulement, il ne faut pas prendre pour type primitif des auxospores le type que M. Karsten considère comme tel, et il faut admettre un ordre d'évolution des types sensiblement différent, allant souvent même jusqu'à l'inverse de celui que M. Karsten a cru pouvoir adopter. Si l'on accepte ma classification des auxospores et ma théorie de leur évolution, tout devient clair, simple et naturel; si on la rejette, tout devient confus, et on est amené alors à des théories telles qu'un *Rhabdonema* donnant naissance aux *Coscinodiscus*, des *Navicula* se transformant en *Synedra*, etc. Aucune de ces théories extrêmement invraisemblables ne sont nécessitées par ma manière de voir, qui, au contraire, dispose les Diatomées dans un ordre naturel tel qu'elles ont dû prendre dans le cours de leur évolution : du simple au complexe, chaque groupe à sa place.

Pour mieux faire ressortir cette différence entre les théories de M. Karsten et les miennes et les conséquences généalogiques auxquelles elles nous amènent, nous allons disposer les différents types des auxospores sous forme de deux arbres généalogiques, l'un conforme aux idées de M. Karsten, l'autre en concordance avec les miennes.

D'après M. Karsten, l'arbre généalogique représentant l'évolution des types des auxospores aurait l'aspect suivant :



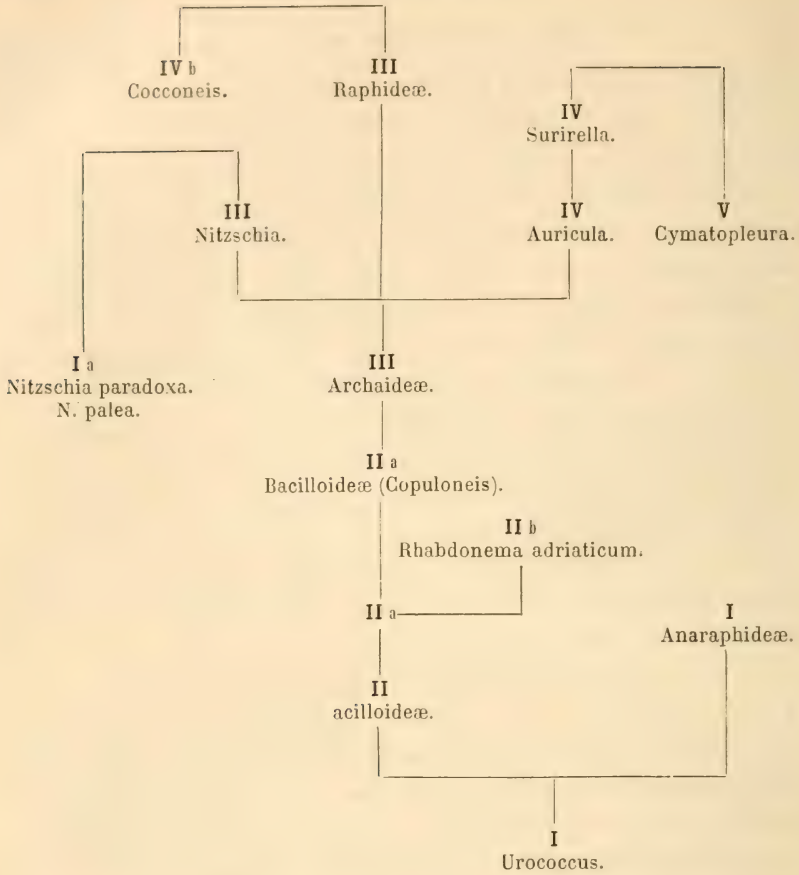
Cet arbre est une conséquence logique de la classification des auxospores adoptée par M. Karsten et les conclusions en découlent nécessairement. Mais voyez où elles nous conduisent : *Rhabdonema* la forme ancestrale de toutes les Diatomées (1)! Mais d'où vient elle, elle-même? C'est déjà une forme très spécialisée, hautement organisée, comme le sont toutes les Tabellarioïdées, très compliquée dans sa structure extérieure et pas du tout très simple non plus pour ce qui concerne l'organisation intérieure. A moins de supposer qu'elle nous ait été apportée par quelque météore des espaces célestes, il faut expliquer comment un pareil organisme a pris naissance; or, comment le faire lorsque, dans tout le règne végétal, il n'existe rien qui soit tant

(1) « Es erscheinen daher die Fabellarieen als die dem Ausgangspunkte der ganzen Diatomeen-Reihe am nächsten stehenden, als *die ältesten* der lebenden Diatomeen ». — G. Karsten, *Die Diatomeen der Kieler Bucht*, p. 166.

soit peu semblable à lui ? Et puis, les Anaraphidées tirant origine d'un *Rhabdonema* ! Peut-on s'imaginer un *Rhabdonema* se transformant graduellement en un *Coscinodicus* ou en un *Melosira* ? Pour ma part, cela me paraît simplement une impossibilité. Mais ce n'est pas tout : on admettra que les Fragilariées sont plus simplement organisées que les Tabellarioïdées ; or, d'après cette théorie, ces organismes plus simples seraient dérivés de formes plus compliquées, — c'est l'évolution à rebours. Enfin les *Synedra*, qui sont si peu distincts des *Fragilaria* que parfois on ne sait vraiment pas dans lequel des deux genres une forme doit être rapportée (*Synedra minuta*, par exemple), lui, aurait une origine toute différente et d'où viendrait-il ? Des Naviculacées ! Et si l'on admettait que les *Fragilaria* étaient autrefois des Diatomées Mobiles aussi, alors l'évolution à rebours deviendrait plus prononcée encore.

Ce sont ces conclusions, bien logiques cependant et tout à fait inévitables, auxquelles la classification et la théorie de l'évolution des auxospores de M. Karsten nous amènent, qui sont la meilleure preuve que ces théories sont erronées. D'après les fruits tu le connaîtras, nous dit l'Écriture : or les fruits démontrent que l'arbre n'est pas bon.

Un arbre généalogique des auxospores construit, au contraire, d'après mes idées aurait l'aspect suivant :



Que nous montre cet arbre? Il nous montre que l'ordre d'évolution des auxospores est en tout point parallèle à celui des Diatomées, que les deux arbres, celui qui représente l'évolution des auxospores et celui qui représente l'évolution des Diatomées, coïncident d'une manière parfaite. Les Anaraphidées et le type I sont au bas de l'échelle; le type II et le sous-type II *a* avec les Bacilloïdées, auxquelles ils appartiennent, servent de trait d'union aux Diatomées supérieures — les Raphidées et Nitzschiées, avec leur type III. Pas un seul fait concernant les auxospores ne contredit mes théories sur la généalogie des Diatomées, et

bon nombre les confirment quelquefois jusque dans les détails. Voyez par exemple *Cymatopleura*, avec son type V, dériver du *Surirella* et surtout remarquez ce fait des plus remarquables et dont la découverte m'a procuré beaucoup de joie, que le genre *Auricula*, duquel je fais dériver les Surirellées, appartient au même type IV que ces dernières. Peut-on désirer une confirmation plus éclatante de ma théorie de l'origine des Surirellées du genre *Auricula*, que j'ai développée dans un ouvrage antérieur (1) ?

La seule objection qui pourrait être faite, c'est que le type II *a* (celui du *Synedra affinis*) dérive dans ce tableau du type II, représenté par *Rhabdonema*, tandis que dans le tableau généalogique des Diatomées les *Rhabdonema*, comme toutes les Tabellarioïdées, dérivent des Fragilarioïdées, auxquelles les *Synedra* appartiennent aussi. Mais cette contradiction pourrait n'être qu'apparente. En effet, nous ne connaissons la formation des auxospores chez les Bacilloïdées que dans cinq espèces, deux *Rhabdonema*, deux *Licmophora* et un *Synedra*; il est donc fort possible et cela me paraît même très probable que lorsqu'un nombre plus considérable de Bacilloïdées aura été étudié, il sera démontré que le type II *a* est beaucoup plus répandu chez les Tabellarioïdées que chez les Fragilarioïdées ; c'est probablement par pur hasard que la seule espèce de ces dernières qui a été étudiée appartient précisément au type II *a*, tandis qu'en réalité la majorité des Fragilarioïdées sera probable-

(1) C. Mereschkowsky, *Loi de translation des stades chez les Diatomées* (Journal de Botanique. Paris, 1903).

Il est vrai que nous ne connaissons pas la manière dont se comporte le nucléus dans le genre Auricula, mais je ne crois pas qu'on puisse douter qu'il se divise ici en quatre, exactement comme dans le genre Surirella. Tout l'indique.

Les personnes peu familières avec la systématique des Diatomées pourraient encore voir une objection à cette théorie dans le fait que la liste des espèces connues sous le rapport de leurs auxospores donnée par Karsten (*Diat. d. Kiel. Bucht*, p. 184) renferme deux Auricula, dont l'un (*A. hyalina*), est placé dans le type III (d'après Karsten dans le type II); ceci est cependant simplement une erreur de détermination, car cette Diatomée n'est pas un Auricula, mais appartient au genre Amphora.

ment caractérisée par le type II pur et simple. Que le type I de certaines Nitzschiées n'est pas le type I primaire des Anaraphidées, mais représente une forme dégénérée, dérivée d'un type sexuel, c'est ce qui a déjà été expliqué plus haut.

Ainsi, de même que les résultats tout à fait invraisemblables et impossibles à admettre auxquels l'arbre généalogique de M. Karsten nous amène sont une preuve que sa théorie des auxospores est en partie du moins incorrecte, de même la coïncidence parfaite de mon arbre avec la généalogie des Diatomées, si naturelle et si vraisemblable, à laquelle un tout autre ordre de faits m'a conduit, est une évidence que la classification et l'évolution des auxospores que j'ai proposées ici sont vraies. Et si elles sont vraies, mon arbre généalogique des Diatomées l'est aussi, car les deux arbres se soutiennent et se supportent, au fait ils se confondent. Les résultats auxquels nous amènent les faits concernant la structure des Diatomées et les résultats auxquels on arrive par l'étude des auxospores sont les mêmes. Or, lorsqu'on arrive par deux voies différentes au même résultat, c'est toujours une preuve certaine que ce résultat est la vérité !

29 mars 1902.

RECHERCHES ANATOMIQUES

SUR

LES BORRAGINÉES

Par HENRI JODIN.

INTRODUCTION

L'étude de la famille des Borraginées a fait l'objet de nombreuses recherches et par suite de nombreux mémoires. Un grand nombre d'entre eux ont trait à la distribution géographique des représentants de cette famille ; d'autres, rédigés à un point de vue absolument descriptif s'occupent de l'inflorescence, de la fleur, des poils épidermiques, en un mot de tout ce qui attire l'attention au premier abord. Enfin dans quelques-uns, sont exposés certains points d'anatomie comparée chez les Gamopétales où il n'est question des Borraginées que d'une manière incidente et par suite d'une façon fort incomplète.

J'ai donc été amené à étudier exclusivement dans ce travail l'appareil végétatif des Borraginées en insistant d'une façon toute particulière sur le système vasculaire. J'ai borné mes recherches aux espèces européennes, toutefois j'ai cru devoir comprendre comme faisant partie de notre Flore le genre *Amsinkia*. Ce dernier, importé d'Amérique se rencontre assez fréquemment sur les dunes de notre littoral de l'Océan ou de la Manche, notamment aux environs de Dunkerque. Pour mettre en évidence d'une façon certaine

les différences qui peuvent exister entre les représentants de cette famille, j'ai rassemblé le plus grand nombre possible d'échantillons par des semis faits en pleine terre au laboratoire de Fontainebleau. On sait avec quelle facilité la structure se modifie suivant les différents milieux. Il m'a donc été possible de comparer des échantillons développés dans les mêmes conditions, c'est-à-dire comparables au point de vue morphologique et anatomique.

Je me suis écarté dans la division de ce travail, de la division classique des différentes parties de l'appareil végétatif. C'est ainsi que le premier paragraphe du chapitre premier est consacré à la morphologie externe de la partie souterraine de l'appareil végétatif. De même j'ai étudié dans un même paragraphe la structure du rhizome, de la tige et du pétiole m'appuyant sur l'opinion de plus en plus admise qui considère la tige comme une concrescence de pétioles.

J'ai donc divisé ce travail de la façon suivante :

Chapitre I[er].

§ 1. Racine et rhizome : Morphologie externe.
§ 2. Racine : Morphologie interne.

Chapitre II.

§ 1. Tige : Morphologie externe.
§ 2. Rhizome. Tige. Pétiole : Morphologie interne.

Chapitre III.

§ 1. Feuille : Morphologie externe.
§ 2. Feuille : Morphologie interne.

Chapitre IV.

§ 1. Germination : Morphologie externe.
§ 2. Germination : Morphologie interne.

HISTORIQUE

C'est en 1851 qu'il est question pour la première fois de la structure des Borraginées, dans un long mémoire de Crüger (1). L'auteur y signale quelques anomalies particulières au *Tournefortia hirsutissima*.

Vingt-cinq ans plus tard, Strasburger (2) publie son travail sur les stomates, travail qui, d'ailleurs, est repris par Vesque (3) en 1885 à propos d'une étude sur l'anatomie de la feuille des Gamopétales. Ces deux auteurs tentent de déterminer une structure type de stomate pour chaque famille. Ils n'y réussissent guère pour la famille des Borraginées.

Les recherches de Strasburger avaient attiré l'attention sur l'épiderme et ses dépendances. Aussi les mémoires sur ce sujet se font peu attendre. Rauter (4) et Delbrouck (5) s'occupent successivement de cette question. Peu de temps après, K. Richter (6) démontre qu'on ne peut assimiler aux cystolithes les poils des Borraginées. Son opinion est vivement combattue par Chareyre (7) qui admet qu'un certain nombre de types de Borraginées sont manifestement pourvus de vrais cystolithes (*Heliotropium europæum*) et que d'autres portent des formations calcaires qui s'en rapprochent beaucoup. Enfin Schmidt (8) et Kohl (9) apportent quelques observations complémentaires sur cette question, en comparant les poils des Borraginées le premier à ceux des Moracées, des Urticacées et des Cucurbitacées, et le second à ceux des Labiées. Grâce à tous ces travaux, ce

(1) Crüger, *Botanische Zeitung*, 1851, p. 468.
(2) Strasburger, *Stomates* (Pringsheim Jahrbücher, t. V, 1866-67, p. 323).
(3) Vesque, *Gamopétales* (Ann. Sc. nat., série 7, t. I, 1885, p. 296).
(4) Rauter, *Denkschr. Wiener Akad.*, 1871, p. 22-23.
(5) Delbrouck, *Hanstein Bot. Abh.*, t. II, 1875, p. 39.
(6) K. Richter, *Sitzber. Wiener Akad.*, 1877.
(7) Chareyre, *Thèse de Doctorat*, 1884.
(8) C. Schmidt, *Diss.* Fribourg, 1888, p. 53-61.
(9) Kohl, *Bot. Centralblatt*, 1889, 1, p. 2-3.

sujet est actuellement fort bien connu. Je ne suivrai pas ces auteurs dans cette voie, préférant passer rapidement sur cette question pour m'étendre davantage sur la partie purement anatomique de ce travail.

Les travaux de morphologie interne ayant trait à la structure des Borraginées sont moins nombreux. Nous citerons en premier lieu le mémoire de Vesque (1), où cet auteur décrit le liber interne comme existant normalement dans la tige des Borraginées. Il en affirme l'existence dans les genres *Borrago*, *Nonnea* et *Symphytum*. Des coupes faites dans des échantillons d'herbier m'avaient primitivement laissé dans le doute à ce sujet; mais, plus tard, l'examen d'un très grand nombre d'échantillons frais provenant de diverses localités ne m'a jamais permis de confirmer cette affirmation. Nous admettrons donc dans le courant de ce travail que, ce que Vesque décrit comme du liber interne n'est autre chose que du tissu périmédullaire fortement épaissi avec des éléments de bois primaire écrasés et atrophiés.

L'année suivante, Möller (2) publie son mémoire sur l'anatomie générale du bois. Il y passe pour ainsi dire sous silence les Borraginées, ne consacrant que quelques mots au genre *Cordia*.

Un peu plus tard paraît le travail de Lohrer (3) sur la racine. Nous citerons également quelques travaux sur la feuille, ceux de Schibler (4) et de Petit (5). Ce dernier, dans deux mémoires successifs s'occupe particulièrement du pétiole; il y décrit la forme de quelques faisceaux dans le pétiole de plusieurs genres.

Nous citerons enfin les travaux de Schlepegrell (6),

(1) Vesque, *Ann. Sc. nat.*, série 6, t. II, 1875, p. 141.
(2) Möller, *Denkschr. Wiener Akad.*, 1876, p. 353.
(3) Lohrer, *Wigand, Bot. Hefte*, II, 1887, p. 35.
(4) Schibler, *Diss.* Berne, 1887.
(5) Petit, *Mém. Soc. phys. et nat. de Bordeaux*, série 3, t. III, 1887; *Act. Soc. Linn. de Bordeaux*, t. XLIII, 1889.
(6) Schlepegrell, *Bot. Centralblatt*, 1892, I.

Gürke (1), Schenk (2), Herbst (3), Virchow (4) et Solereder (5). Dans tous ces travaux nous trouvons des comparaisons anatomiques entre les différentes familles. Mais comme leurs prédécesseurs, tous ces auteurs insistent fort peu sur les Borraginées, et quand ils les font intervenir, ils n'en étudient la plupart du temps que les types exotiques que je laisse systématiquement de côté. De la sorte, ils ne nous fournissent que des renseignements très généraux sur les espèces qui font l'objet de ce travail.

(1) Gürke, *Naturl. Pflanzenfam.*, IV, 3, 1893.
(2) Schenk, *Anat. der Lianen*, 1893.
(3) Herbst, *Bot. Centralblatt*, 1894, I.
(4) Virchow, *Arch. d. Pharm.*, 1896.
(5) Solereder, *Anat. d. Dicotyl*, 1899.

CHAPITRE PREMIER

§ 1. — Racine et rhizome : Morphologie externe.

Au début de cette étude, nous pouvons, d'après leurs caractères biologiques, diviser les Borraginées en deux grands groupes dont nous étudierons successivement les particularités. Dans le premier, nous rangerons toutes les espèces de Borraginées annuelles ; dans le second, nous rangerons toutes les espèces vivaces : ce dernier groupe comprendra, bien entendu, les espèces à racines vivaces, les espèces à rhizomes, et enfin les espèces ligneuses. Nous allons passer en revue chacun de ces deux groupes.

a) *Espèces annuelles.*

Les espèces annuelles ont presque toutes des racines pivotantes ; en effet, si nous exceptons les espèces qui vivent dans les terrains marécageux, ou tout au moins humides, comme certains *Myosotis*, par exemple, et qui, par suite, ont un chevelu de racines peu profondément situé dans le sol, nous avons une série de genres dont les représentants ont une ou plusieurs racines pivotantes qui peuvent atteindre, et même dépasser la hauteur de la partie aérienne de la plante. C'est ce que nous observons dans les genres *Lycopsis*, *Borrago*, *Cerinthe*, *Omphalodes*, *Amsinkia*, etc.

b) *Espèces vivaces.*

Dans ce deuxième groupe, viennent prendre place les genres *Echium*, *Anchusa*, *Alkanna*, *Symphytum*, *Cynoglossum*. Ici encore, nous pouvons constater, à peu de différences près, la présence des mêmes caractères que dans le groupe précédent : l'allongement de la racine principale est considérable, l'accroissement en diamètre a lieu également dans de fortes proportions, attendu qu'il dure parfois pendant plusieurs années consécutives.

Grâce à leur longueur, les racines de ces espèces peuvent atteindre les régions du sol où l'humidité ne fait presque jamais défaut; grâce au fonctionnement prolongé de l'assise génératrice externe, elles se constituent à leur partie périphérique une gaine protectrice très épaisse de formations secondaires qui leur donne une grande force de résistance à la sécheresse. Ces conditions expliquent pourquoi ces différentes espèces vivent impunément au milieu des terrains les plus secs, en résistant aux plus fortes chaleurs.

Il y a une autre région à considérer dans la partie souterraine de ces plantes : c'est celle qui fait suite à la racine, et avec laquelle la tige aérienne, au sortir de terre, est en continuité. Cette région n'est plus la racine, car elle porte des débris de feuilles; on ne peut guère lui donner le nom de rhizome, ce n'est que la portion basilaire et souterraine d'une tige aérienne. Il est bon, cependant, d'en noter l'existence parce qu'elle survit d'une année à l'autre, et c'est elle qui pendant quelques années produit à l'automne une rosette de feuilles. A l'aisselle de ces feuilles sont des bourgeons dont quelques-uns, l'année suivante, donnent des tiges florifères.

Chez d'autres, l'organe de conservation d'une année à l'autre se différencie davantage, et il se produit alors de

véritables rhizomes. C'est ce que nous observons, par exemple, dans le genre *Pulmonaria*. Dans cet exemple, le rhizome est rampant, souvent assez sinueux, long en moyenne de 6 à 10 centimètres. On y remarque sur toute la surface de petites écailles qui sont les restes des pétioles de feuilles flétries, et à l'aisselle desquelles se trouvent de petits bourgeons latéraux. Ce rhizome possède, à son extrémité une petite rosette de feuilles, au milieu desquelles se trouve le bourgeon terminal. C'est ce bourgeon qui, en se développant au printemps prochain, donnera naissance à une tige florifère. La croissance du rhizome est extrêmement lente et la conséquence immédiate de cette lenteur est le rapprochement des insertions des feuilles, qui se développent toutes très près les unes des autres; remarquons en passant que ces feuilles sont longuement pétiolées. De place en place, partent du rhizome des racines adventives qui ont toutes à peu près la même forme : elles sont longues, d'un diamètre constant sur presque toute leur longueur, et présentent quelques radicelles extrêmement fines. Sur un rhizome d'un certain âge, les plus anciennes sont déjà d'un brun presque noir, alors que les plus jeunes sont entièrement blanches; leur ordre d'apparition est le suivant : les premières qui se forment naissent à l'extrémité inférieure du rhizome, et les plus jeunes se développent en des points de plus en plus élevés, c'est-à-dire de plus en plus rapprochés du bourgeon terminal. La direction de ces racines n'est pas indifférente : celles qui apparaissent les premières s'enfoncent verticalement dans le sol, elles sont entièrement destinées à fixer et à nourrir la plante; les plus élevées, au contraire, qui naissent quand les racines inférieures sont bien développées, se dirigent horizontalement dans le sol. Sur ces dernières se développent très fréquemment de petits bourgeons qui, par leur développement, donnent naissance à un jeune rhizome, pourvu rapidement lui-même de feuilles et de racines adventives (Pl. V, fig. 2).

Parmi toutes les Borraginées vivaces, c'est le *Symphytum tuberosum* (Pl. V, fig. 1) qui présente les organes de réserve les plus différenciés. Chez cette plante, le rhizome est à peu près cylindrique, mais il est muni régulièrement, sur son pourtour, de huit à dix éminences en forme de mamelons, toutes semblables comme taille et comme forme, les unes aux autres; sa région terminale est conique, garnie de quelques écailles qui ne sont pas des restes de feuilles, mais des feuilles tout entières, différenciées ; c'est le bourgeon terminal. Au printemps, le bourgeon terminal se développe en tige aérienne et florifère; en même temps, chaque mamelon latéral se développe de façon à former chacun un nouveau rhizome, qui acquiert bientôt les dimensions du rhizome primitif. Les racines adventives sont beaucoup plus nombreuses et beaucoup plus fines que celles du genre *Pulmonaria*. Leur ensemble constitue un chevelu assez serré et peu abondant.

§ 2. — Racine : Morphologie interne.

La structure anatomique de la racine des Borraginées est extrêmement simple, et, si l'on peut, dans certains groupes, noter quelques différences de détail, on est néanmoins frappé de l'homogénéité qui ressort de l'étude des différents genres.

a) *Structure primaire.*

1° *Type binaire.* — Dans cette catégorie se trouvent les racines de presque toutes les Borraginées. Presque toutes, en effet, ont une structure primaire à deux faisceaux; seuls les genres *Pulmonaria* et *Omphalodes* peuvent en présenter un plus grand nombre.

Prenons comme type l'*Anchusa italica*, et faisons des coupes de racine quand la plante est âgée d'environ trois semaines. Une coupe du pivot nous montre que l'épaisseur de l'écorce est d'environ les trois quarts du diamètre total

de la racine; si maintenant, après avoir coupé la racine, nous faisons des coupes dans les radicelles, nous constatons que le diamètre du cylindre central diminue peu, l'écorce, au contraire, a une épaisseur de plus en plus faible; dans les plus fines radicelles, cette épaisseur n'est plus que des deux tiers du diamètre total de la coupe (fig. 1).

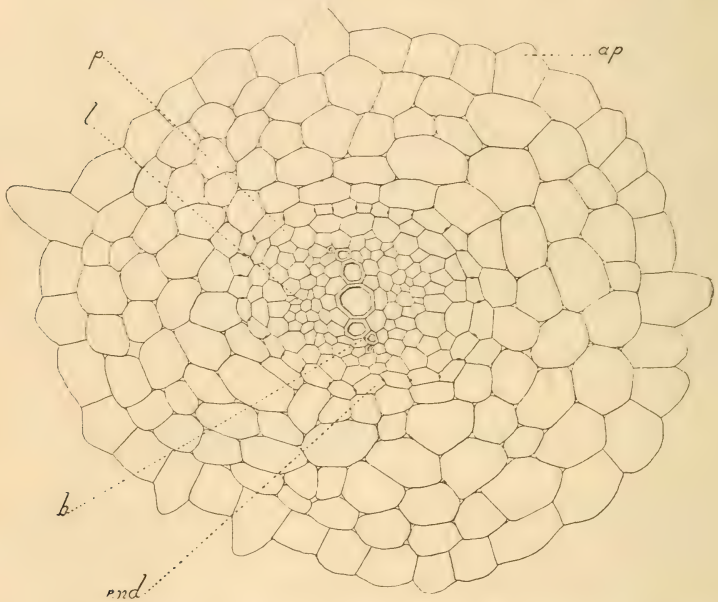


Fig. 1. — *Anchusa italica*. Coupe de radicelle. — *ap*, assise pilifère; *b*, bois primaire; *end*, endoderme; *l*, liber primaire; *p*, péricycle.

Examinons, à présent, la structure et les rapports des différents tissus.

Écorce. — L'assise de cellules la plus externe, l'assise pilifère (*ap*, fig. 1), est formée de petites cellules, beaucoup plus petites que celles de la région sous-jacente, à parois plus épaisses, et généralement plus longues dans le sens radical que dans le sens tangentiel; le rapport entre la largeur et la longueur est en moyenne dans la proportion de 1 à 2. L'assise sous-jacente ne présente pas encore les caractères qui lui mériteront plus tard le nom d'assise

MASSON ET Cie, ÉDITEURS

LIBRAIRES DE L'ACADÉMIE DE MÉDECINE — 120, BOULEVARD SAINT-GERMAIN, PARIS (VIe).

TRAITÉ DE ZOOLOGIE

PAR

EDMOND PERRIER

Membre de l'Académie des Sciences et de l'Académie de Médecine,
Directeur du Muséum d'Histoire naturelle de Paris.

Vient de paraître

FASCICULE VI : **POISSONS**

1 volume grand in-8 de 370 pages avec 206 figures..... 10 fr.

Vient de paraître

ABRÉGÉ DE GÉOLOGIE

PAR

A. DE LAPPARENT

Membre de l'Institut, professeur à l'École libre des Hautes-Études.

CINQUIÈME ÉDITION

Entièrement refondue et augmentée de 120 pages, avec esquisses des anciennes mers.

1 volume in-16 de 424 pages avec 157 figures dans le texte et une carte géologique de la France en chromolithographie, cartonné toile..... 4 fr.

Vient de paraître

ÉTUDES
SUR
LA NATURE HUMAINE

ESSAI DE PHILOSOPHIE OPTIMISTE

PAR

ÉLIE METCHNIKOFF

Professeur à l'Institut Pasteur.

1 volume in-8 broché, avec figures dans le texte..... 6 fr.

TABLE DES MATIÈRES

CONTENUES DANS CE CAHIER

Recherches sur l'acidité végétale, par M. A. Astruc..... 65

Recherches sur les plantes à bourgeons radicaux, par M. M. Dubard..... 109

Sur les types des auxospores chez les Diatomées et leur évolution, par M. C. Mereschkowsky..... 225

Recherches anatomiques sur les Borraginées, par M. H. Jodin. 263

5974-09 — Corbeil. Imprimerie Ed. Crété.

ANNALES

DES

SCIENCES NATURELLES

HUITIÈME SÉRIE

BOTANIQUE

COMPRENANT

L'ANATOMIE, LA PHYSIOLOGIE ET LA CLASSIFICATION DES VÉGÉTAUX VIVANTS ET FOSSILES

PUBLIÉE SOUS LA DIRECTION DE

M. PH. VAN TIEGHEM

TOME XVII. — Nos 5 et 6

PARIS

MASSON ET Cie, ÉDITEURS

LIBRAIRES DE L'ACADÉMIE DE MÉDECINE

120, Boulevard Saint-Germain

1903

PARIS, 30 FR. — DÉPARTEMENTS ET ÉTRANGER, 32 FR.

Ce cahier a été publié en Mai 1903.

Conditions de la publication des Annales des sciences naturelles

HUITIÈME SÉRIE

BOTANIQUE

Publiée sous la direction de M. Ph. Van Tieghem.

L'abonnement est fait pour 2 volumes, chacun d'environ 400 pages, avec les planches et les figures dans le texte correspondant aux mémoires.

Ces volumes paraissent en plusieurs fascicules dans l'intervalle d'une année.

Les tomes I à XVII sont complets.

ZOOLOGIE

Publiée sous la direction de M. Edmond Perrier.

L'abonnement est fait pour 2 volumes, chacun d'environ 400 pages, avec les planches correspondant aux mémoires.

Ces volumes paraissent en plusieurs fascicules dans l'intervalle d'une année.

Les tomes I à XVI sont complets.

Prix de l'abonnement à 2 volumes :

Paris : 30 francs. — Départements et Union postale : 32 francs.

ANNALES DES SCIENCES GÉOLOGIQUES

Dirigées, pour la partie géologique, par M. Hébert, et pour la partie paléontologique, par M. A. Milne-Edwards.

Tomes I à XXII (1879 à 1891). Chaque volume ..... 15 fr.

Cette publication est désormais confondue avec celle des *Annales des Sciences naturelles*.

Prix des collections.

Première série (Zoologie et Botanique réunies),	30 vol.		(*Rare*
Deuxième série (1834-1843).	Chaque partie	20 vol.	250 fr.
Troisième série (1844-1853).	Chaque partie	20 vol.	250 fr.
Quatrième série (1854-1863).	Chaque partie	20 vol.	250 fr.
Cinquième série (1864-1874).	Chaque partie	20 vol.	250 fr.
Sixième série (1875 à 1884).	Chaque partie	20 vol.	250 fr.
Septième série (1885 à 1894).	Chaque partie	20 vol.	300 fr.
Géologie, 22 volumes.			330 fr.

subéreuse ; entre ses cellules et celles de l'assise pilifère, il n'y a pas de méats. Le reste du parenchyme cortical est formé de cellules de très grande taille, arrondies, laissant entre elles de petits méats qui, en coupe, ont sensiblement une forme triangulaire ou quadrangulaire. Ces cellules sont disposées en assises à peu près régulières, au nombre de huit à dix, et alternant les unes avec les autres ; toutefois, cette alternance semble devenir beaucoup moins régulière, lorsqu'on arrive au niveau des deux ou trois assises les plus internes, que l'on voit tantôt dans le prolongement des cellules de l'endoderme, tantôt alternant avec elles. Cet endoderme (*end*, fig. 1) est constitué par une assise de cellules différant légèrement des précédentes, elles ont leurs parois un peu épaissies et sont régulièrement unies les unes aux autres par leurs cloisons radicales.

Cylindre central. — Le péricycle (*p*, fig. 1) est formé de cellules beaucoup plus petites que celles de l'endoderme, et présentant de nombreux cloisonnements radiaux, indice d'une division très active dans le sens tangentiel. Contre ce péricycle sont adossés les faisceaux de bois et de liber. La structure du cylindre central est binaire. Les deux faisceaux du bois sont en général formés de quatre vaisseaux à section polygonale (*b*, fig. 1), et se rejoignent au centre de la racine. De chaque côté sont les faisceaux libériens (*l*, fig. 1), séparés de la lame ligneuse centrale par une mince bande de tissu conjonctif.

De ce type général de structure primaire s'écartent peu les autres genres que nous pouvons étudier. Ce qui peut différer d'un genre à l'autre, ce sont les épaisseurs relatives de l'écorce et du cylindre central ; ainsi, par exemple, dans l'*Amsinkia angustifolia*, l'écorce atteint sensiblement une épaisseur quadruple de celle du cylindre central.

Les radicelles présentent la même structure générale que la racine principale : elles sont également construites sur le type binaire.

Un terme de passage entre le type précédent et le type

de racine à plusieurs faisceaux nous est fourni par les racines adventives du *Symphytum tuberosum* (fig. 2).

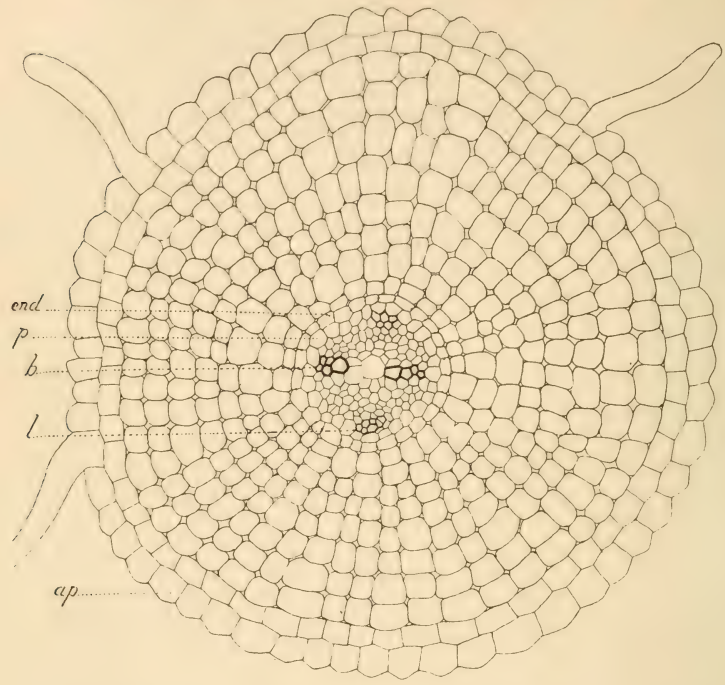


Fig. 2. — *Symphytum tuberosum.* Coupe de racine adventive de rhizome. — *ap*, assise pilifère; *b*, bois primaire; *l*, liber primaire; *p*, péricycle; *end*, endoderme.

Dans cette espèce, l'assise pilifère et l'assise de cellules sous-jacente ont absolument tous les caractères que nous avons décrits chez l'espèce que nous avons prise pour type.

Mais la zone que l'on décrit communément sous le nom de zone corticale externe de la racine fait ici complètement défaut. Elle est remplacée par la zone corticale interne, dont il est facile de voir l'orientation des cellules, suivant des assises concentriques et des séries radiales.

Les deux faisceaux ligneux (*b*, fig. 2), composés de quatre à cinq vaisseaux à section polygonale ne se touchent pas par leur extrémité centrale. Cependant, on peut voir les

cellules du parenchyme cellulosique occupant l'intervalle entre ces deux faisceaux se différencier assez rapidement et arriver à former deux ou trois vaisseaux de métaxylème qui réunissent les deux faisceaux ligneux primitifs.

2° *Type de structure à plus de deux faisceaux.* — Les racines adventives de certains rhizomes (*Pulmonaria*, *Omphalodes verna*) présentent certaines particularités dont la principale est la variabilité et l'inconstance dans le nombre des faisceaux.

Les racines adventives des rhizomes de *Pulmonaria* (fig. 3) ont un nombre de faisceaux assez variable ; ce nombre est d'ailleurs en général en rapport avec le diamètre de la racine. Chez les racines de petit calibre, le nombre des faisceaux peut descendre à trois et même quelquefois à deux ; chez celles qui sont mieux développées, il est le plus fréquemment de cinq, six ou sept faisceaux.

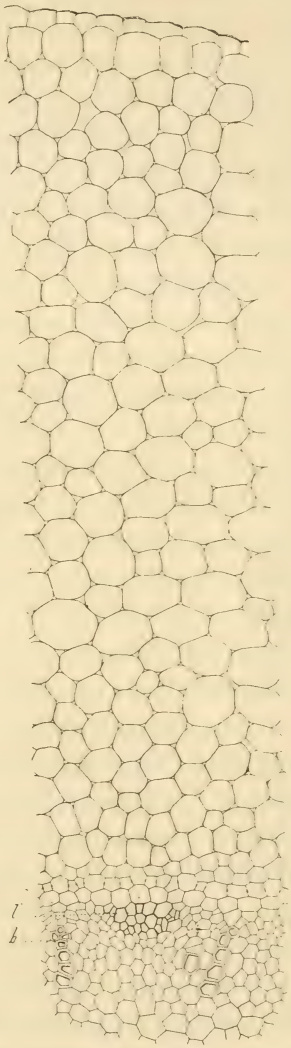


Fig. 3. — *Pulmonaria officinalis.* Coupe de racine adventive du rhizome. — *p*, péricycle ; *end*, endoderme ; *b*, bois primaire ; *l*, liber primaire.

L'écorce est extrêmement parenchymateuse. Elle a une épaisseur considérable, relativement au diamètre du cylindre central ; les cellules dont elle est formée, disposées en assises assez régulières, sont toutes de grande dimension. Elles sont arrondies, et laissent entre elles de nombreux méats

dont les uns sont triangulaires et les autres quadrangulaires. Les assises les plus internes sont formées de cellules un peu plus petites, les méats intercellulaires sont de plus petites dimensions et finissent même par disparaître complètement au niveau de l'endoderme (*end*, fig. 3); les cellules de ce dernier sont sensiblement polyédriques. Les cellules du péricycle (*p*, fig. 3) sont tout à fait analogues à celles de l'endoderme. Elles sont en général régulières en dehors de chacun des faisceaux libériens. Dans l'intervalle de ces derniers, c'est-à-dire en dehors de chaque faisceau ligneux, le péricyle se cloisonne de très bonne heure dans le sens tangentiel en deux ou trois assises de petites cellules, à la plus interne desquelles le faisceau se trouve alors accolé par sa pointe.

Chaque faisceau ligneux primaire (*b*, fig. 3) a une structure fort simple; il comprend en moyenne trois à quatre vaisseaux à section polygonale, et de calibre assez petit. Ces vaisseaux sont toujours disposés en une seule file, régulière.

La moelle est toujours bien développée. Elle comprend des cellules plus petites à la périphérie qu'au centre, et dont la dimension moyenne est inférieure à celles de l'écorce. Elles sont toutes polyédriques et ne sont séparées, par conséquent, les unes des autres par aucun méat.

Les racines adventives du rhizome d'*Omphalodes verna* présentent à peu près les mêmes caractères que celles de *Pulmonaria officinalis*. Toutefois, il existe entre elles quelques différences de détail. L'écorce présente en général une épaisseur moins considérable, dans le genre *Omphalodes*, tout en étant formée d'éléments à peu près semblables. Dans le cylindre central il n'existe qu'un nombre de faisceaux assez peu élevé, trois ou quatre, en moyenne. Les vaisseaux du bois se déforment assez rapidement, sous l'influence de la pression exercée par le parenchyme qui les entoure, leurs parois deviennent rapidement irrégulières; certains vaisseaux même, en raison de la

pression qu'ils subissent de toutes parts s'obturent complètement. Le parenchyme médullaire est très régulier ; les cellules qui le constituent sont toutes à peu près de la même dimension.

En résumé, les racines à plusieurs faisceaux diffèrent des racines à structure binaire par l'épaisseur de l'écorce qui est plus grande, par celle de la moelle qui est beaucoup plus développée et enfin par la dimension des vaisseaux du bois qui sont de calibre plus petit.

b) *Structure secondaire.*

Les formations secondaires, et particulièrement les formations secondaires internes apparaissent en général d'assez bonne heure dans la racine des Borraginées. Si par exemple nous prenons une plantule dont le bourgeon terminal commence à se développer pour donner naissance à l'axe épicotylé et si, à ce moment, nous faisons une coupe de racine, nous voyons que la structure n'est plus purement primaire, et que de nouveaux éléments vasculaires représentés par du métaxylème et du bois secondaire, se développent par suite de la différenciation des jeunes tissus.

En général, il n'y a pas de différences fondamentales entre les genres, au point de vue de la formation des tissus secondaires, ainsi qu'au point de vue de leur structure ; mais il est à remarquer que chaque genre présente un type un peu différent de celui des genres voisins.

Nous allons choisir comme type de description le genre *Borrago*. Nous ferons ensuite l'étude de chaque tissu en particulier, en insistant sur les variations qu'il peut offrir d'un genre à l'autre.

Borrago officinalis (Pl. VI, fig. 1).

L'assise génératrice externe se forme dans le péricycle et donne naissance à des formations subéro-phellodermiques

très peu épaisses qui exfolient l'écorce d'assez bonne heure.

Le liber primaire se distingue toujours assez facilement au-dessous des formations secondaires externes ; quant au liber secondaire, très développé dans la jeune racine, il occupe relativement une place beaucoup moins considérable dans la racine âgée. Il est toujours facile d'en suivre les files de cellules disposées très régulièrement dans le sens radial.

Les faisceaux ligneux primaires (*b*, fig. 1, Pl. VI) sont toujours nettement visibles. Ils sont toujours séparés par quelques vaisseaux de métaxylème, dont l'apparition, nous l'avons vu, a lieu de très bonne heure. De part et d'autre de cette file de vaisseaux se trouvent quelques vaisseaux parfois déformés qui sont encore du métaxylème (*m b*). Ils sont d'assez gros calibre et de forme cylindrique. Ces vaisseaux sont séparés les uns des autres par du parenchyme cellulosique. Ce parenchyme cellulosique assez régulier autour du bois primaire devient très irrégulier autour du métaxylème ; pourtant, il fait partie des premières formations secondaires, et par conséquent, les cellules de ce parenchyme devraient être disposées par files radiales régulières. Or, au lieu d'affecter cette disposition, elles sont orientées suivant des assises sinueuses, chaque cellule étant extrêmement allongée soit radialement, soit tangentiellement. Que conclure de toutes ces irrégularités de forme ou de disposition de ces éléments secondaires ? Pour cela, il suffit d'étudier le développement de ces éléments.

Dans une coupe de racine très jeune, l'assise génératrice se montre formée, suivant la description classique, de deux sortes d'arcs générateurs, les uns convexes extraligneux, les autres concaves, intralibériens. La régularisation se fait très rapidement, et au bout de peu de temps elle est circulaire ; elle ne s'en tient pas là : sous l'influence de causes qui nous échappent elle prend bientôt une forme ovale, les deux pôles correspondant aux deux faisceaux libériens primaires. Les formations secondaires qui ont déjà apparu

depuis quelque temps continuent leur développement, et, sur une coupe de racine plus âgée, on retrouve l'assise génératrice avec une forme circulaire qu'elle ne quittera plus désormais, dans des conditions normales. Ces variations de forme de l'assise génératrice, contemporaines du développement des premiers tissus secondaires et de leur déformation sont un indice sérieux qu'il existe à un certain moment dans la racine des pressions d'intensité différente et s'exerçant en différents sens, comme le prouvent à la fois le degré d'aplatissement de certaines cellules et l'orientation de cet aplatissement.

Au moment de l'apparition des formations secondaires, on voit se développer une demi-douzaine de files de bois secondaire, séparées par du parenchyme cellulosique et rayonnant, pour ainsi dire autour du métaxylème. En même temps que s'irrégularisent les éléments parenchymateux, les files de vaisseaux se segmentent, et les nouveaux vaisseaux se développent sans ordre. Il en résulte que la partie centrale de la racine est constituée par un parenchyme cellulosique dans lequel se trouvent situés sans régularité des vaisseaux assez peu nombreux, et quelques fibres. Dès lors, la différenciation des tissus qui apparaissent ensuite devient beaucoup plus active et le nombre des vaisseaux qui se développent est plus considérable. De cette façon se forme un anneau de tissu dans lequel les vaisseaux du bois sont beaucoup plus abondants et séparés par du parenchyme différencié en sclérenchyme. En certains points de cet anneau, rares, d'ailleurs, la sclérification peut être tardive, ou même n'avoir pas lieu, au point de laisser subsister un ou plusieurs petits rayons parenchymateux cellulosiques.

En résumé, la racine présente dans le genre *Borrago* les caractères suivants :

1° Assise subéro-phellodermique précoce et peu active, d'origine péricyclique ;

2° Liber secondaire en anneau formé de cellules en séries radiales ;

3° Bois, composé de bois primaire et métaxylème entourés de vaisseaux secondaires; ces derniers sont disséminés sans ordre dans un parenchyme sclérifié à la périphérie.

STRUCTURE COMPARÉE DE LA RACINE CHEZ LES DIFFÉRENTS GENRES

Nous allons maintenant passer en revue les différents tissus de la racine, en notant, pour chacun d'eux, les différences que l'on peut rencontrer chez certains genres.

Formations secondaires externes. — L'assise génératrice externe se forme toujours aux dépens du péricycle. Elle apparaît toujours de bonne heure, un peu après la différenciation des premiers vaisseaux secondaires.

Dans la majorité des genres, son fonctionnement est presque nul; on trouve en général de une à trois assises de cellules dans le liège, de une à trois assises dans le phelloderme. Dans l'*Alkanna tinctoria*, il se forme une couche assez épaisse de liège qui ne tarde pas à s'exfolier et du phelloderme d'aspect normal. Au bout de quelque temps, l'assise cesse de fonctionner; à ce moment même, une assise de cellules du phelloderme devient génératrice à son tour, exfolie de la sorte une partie de ce phelloderme et en reforme d'autre vers l'intérieur. Le même phénomène peut se reproduire un certain nombre de fois et provoquer l'apparition de véritables rhytidomes.

Notons, dans le genre *Echium* l'épaisseur un peu plus grande du liège et du phelloderme. Ceux-ci forment une zone solide autour de la racine, et résistent aux pressions qui causent des éclatements si considérables dans le tissu libérien de cette plante.

Enfin, un seul genre se distingue par l'apparition très tardive, souvent même par l'absence de ses formations secondaires externes, c'est le genre *Pulmonaria*.

Dans les conditions normales, l'écorce conserve la même épaisseur relative; et, même lorsque les formations secon-

daires internes sont très développées, les formations externes n'apparaissent pas toujours. D'ailleurs l'écorce de la racine de Pulmonaire, relativement épaisse, sert à emmagasiner une certaine quantité de réserves.

Liber. — La région externe du liber est occupée par le liber primaire toujours facile à observer. On voit en effet, au milieu d'un parenchyme à grandes cellules, un certain nombre de tubes criblés qui ont été aplatis par la croissance considérable de ces dernières. Le liber secondaire se présente sous forme d'un anneau plus ou moins épais. Très mince en effet dans les genres *Lithospermum*, *Cerinthe*, *Myosotis*, *Echinospermum*, il acquiert une épaisseur un peu plus grande dans les genres *Omphalodes*, *Anchusa* et devient très épais dans les genres *Nonnea*, *Lycopsis*, *Echium*, *Heliotropium*, *Alkanna*, *Cynoglossum*.

Il est facile, dans le liber secondaire, de distinguer deux zones : l'une externe, l'autre interne. La zone externe est essentiellement constituée de grandes cellules disposées en séries radiales dont la régularité diminue à mesure que l'on se rapproche de la périphérie. La zone interne comprend, au milieu des éléments jeunes, les tubes criblés.

La zone externe présente, dans le genre *Heliotropium* (fig. 4), un aspect un peu particulier. Elle est constituée par des cellules de forme à peu près ovale (*ls*), à grand axe tangentiel, très lâchement unies les unes aux autres, et laissant entre elles de nombreuses lacunes. Ces cellules qui primitivement environnaient les tubes criblés du liber primaire se sont très fortement accrues, se sont même divisées, altérant ainsi la régularité des files radiales. D'ailleurs cette régularité subsiste plus ou moins suivant les régions ; à distance des vieux tubes criblés, les cellules sont situées dans le prolongement des files d'éléments libériens les plus jeunes ; au voisinage de ces tubes, elles sont disposées en files, rayonnant plus ou moins régulièrement autour de chacun d'eux comme centre.

Nous pouvons remarquer, dans le genre *Echium*, des phé-

nomènes mécaniques de nature un peu différente. L'épaisseur du liber secondaire, avons-nous vu, est très considérable. Les cellules que l'on trouve à la périphérie ne se divisent plus, et leurs parois sont assez épaisses. Il en résulte que par suite de la pression venue du centre et de l'étirement tangentiel qui en est la conséquence, ce tissu devient le siège d'un certain nombre d'éclatements. Nous avons déjà remarqué que ceux-ci n'intéressent jamais les formations secondaires externes. Et alors, en coupe transversale, on voit la partie externe du liber creusée de lacunes qui ont commencé par être des fentes radiales, limitées extérieurement par les formations secondaires externes, et qui vont en diminuant de taille, de l'extérieur vers l'intérieur.

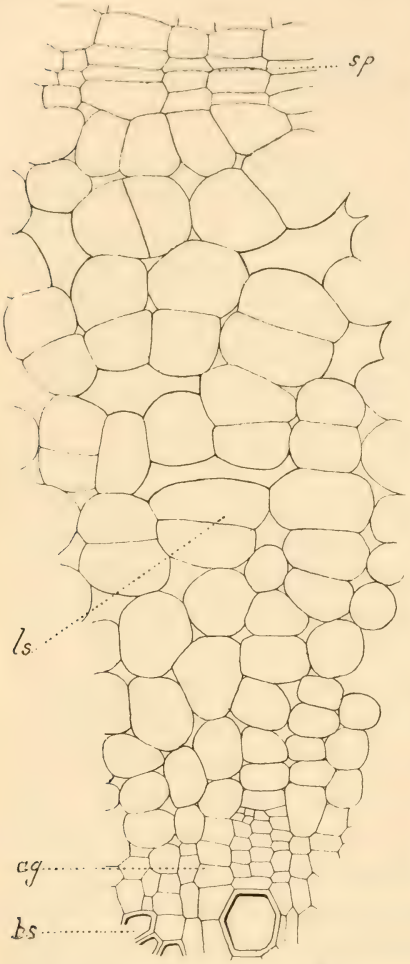


Fig. 4. — *Heliotropium curassavicum.* Formations libériennes dans une racine d'un an. — *bs*, bois secondaire; *ag*, assise génératrice; *ls*, liber secondaire; *sp*, formations subéro-phellodermiques.

La zone interne du tissu libérien secondaire est très riche en tubes criblés. Dans le genre *Heliotropium*, ces derniers (fig. 4) sont répartis par petits groupes tout autour de l'assise génératrice. Ces petits groupes de tubes criblés très régulièrement disposés sont très nombreux. Ils sont sépa-

rés les uns des autres des rayons de parenchyme comprenant une ou deux files radiales de cellules.

Dans la généralité des cas, le nombre de ces petits îlots de tubes criblés est moins considérable.

Dans le genre *Lithospermum* (fig. 5), ces îlots ont une forme triangulaire ; les éléments y sont alignés par files qui sont orientées du sommet à la base du triangle, la base correspondant à l'assise génératrice interne. On trouve à peu près la même disposition dans les genres *Omphalodes* et *Anchusa*.

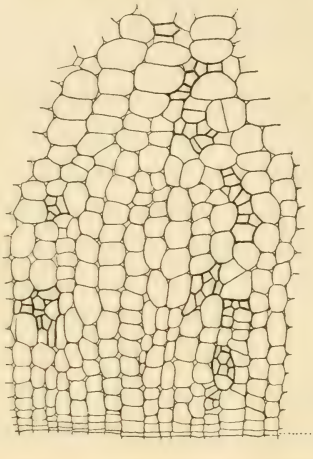


Fig. 5. — *Lithospermum officinale*. Fragment de l'anneau libérien de la racine. — *ag*, assise génératrice.

Chez le *Symphytum* (Pl. VI, fig. 2), les groupes de tubes criblés présentent à peu près le même aspect, mais ils sont beaucoup moins nombreux. Il est même à remarquer que dans ce genre les rayons de parenchyme libérien situés dans l'intervalle de ces derniers, sont en continuité directe avec le parenchyme du massif ligneux, au point de vue de l'orientation des files de cellules, et de la similitude de ces mêmes éléments. On ne remarque aucune solution de continuité entre ce qui appartient au bois et ce qui appartient au liber, on ne voit aucune trace d'assise génératrice; cette dernière n'existe en effet que suivant certains arcs qui séparent les îlots de tubes criblés des groupes de vaisseaux ligneux.

Bois. — Il est en général assez facile de reconnaître les différentes sortes de bois qui composent le massif ligneux, c'est-à-dire le bois primaire, le métaxylème et le bois secondaire.

1° *Bois primaire.* — Les faisceaux de bois primaire ne sont pas toujours réunis l'un à l'autre à l'extrémité d'une

vieille racine, comme ils le sont dans la racine d'une plantule; en outre, on remarque dans la généralité des cas que de nouveaux vaisseaux se sont développés dans l'intervalle, en plus ou moins grand nombre; ce sont les vaisseaux de métaxylème.

Si l'on considère les éléments de chacun des faisceaux primaires, on voit en général qu'ils sont assez déformés, ce qui tient à la pression qu'ont exercée sur eux les tissus voisins en se développant. Les plus petits des vaisseaux primaires sont même, la plupart du temps, complètement écrasés par les cellules voisines dont les parois semblent rayonner autour d'un point qui représente un vaisseau primaire complètement méconnaissable.

Dans certains cas, notamment dans le genre *Symphytum* (Pl. VI, fig. 2), la file de vaisseaux de métaxylème (*mb*) est discontinue, et alors les deux faisceaux sont séparés l'un de l'autre non seulement par du métaxylème, mais encore par du parenchyme cellulosique à grandes cellules.

Dans le genre *Lycopsis*, la moelle présente presque le même aspect que dans le cas précédent, à cela près qu'elle est beaucoup moins développée. Aux deux extrémités de la moelle on observe, comme dans le *Symphytum*, les deux faisceaux ligneux primaires, mais avec leurs parois fortement épaissies. Contre l'extrémité interne de chacun d'eux, un ou deux vaisseaux de métaxylème.

2° *Métaxylème.* — Le métaxylème est formé de vaisseaux généralement assez nombreux; certains d'entre eux, que nous venons d'observer, sont situés dans l'intervalle des deux faisceaux primaires; les autres sont situés latéralement, et se distinguent alors des vaisseaux secondaires par leur disposition irrégulière (*mb*, fig. 2, Pl. VI). Ils sont rangés par groupes très serrés, lorsque la sclérification du tissu intercalaire est totale (*Omphalodes*, *Lithospermum purpureo-cæruleum*). Lorsque, au contraire, cette dernière ne se produit pas, les vaisseaux de métaxylème sont disséminés dans un parenchyme cellulosique à grandes cellules,

ou groupés par petits îlots au milieu de ce parenchyme.

Dans le genre *Pulmonaria* (fig. 6), le métaxylème (*mb*) apparaît sous forme de files de vaisseaux, lesquelles se différencient par paire à partir de l'extrémité centrale de

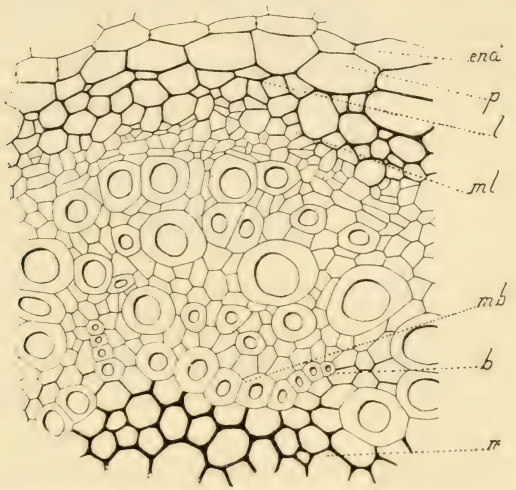


Fig. 6. — *Pulmonaria officinalis*. Structure secondaire de la racine. — *end*, endoderme; *p*, péricycle; *l*, liber; *ml*, métaphloème; *mb*, métaxylème; *b*, bois primaire; *m*, moelle.

chaque faisceau ligneux. Les vaisseaux se différencient vers l'extérieur dans la direction de la face interne du faisceau libérien voisin.

Dans le genre *Lycopsis*, le métaxylème se présente de chaque côté sous l'aspect de deux files de cellules qui s'écartent en divergeant, sous un angle très ouvert, de l'extrémité centrale de chacun des faisceaux du bois primaire.

Nous allons rattacher à l'étude du métaxylème celle du parenchyme qui en entoure les éléments, et qui présente des aspects différents chez quelques genres. Ce parenchyme est sclérifié chez certains genres, comme nous l'avons vu plus haut, et se présente alors sous forme d'un amas de cellules très régulières, à parois régulièrement épaisses.

Dans le genre *Cynoglossum*, il est formé de cellules très

grandes, à parois cellulosiques minces. Ces cellules sont pour la plupart allongées dans une direction perpendiculaire au plan passant par les faisceaux ligneux primaires; certaines d'entre elles sont passablement déformées et on voit que toutes ont été le siège d'un étirement perpendiculaire au plan dont nous venons de parler.

Nous pouvons observer les conséquences du même phénomène dans les genres *Symphytum* et *Nonnea*.

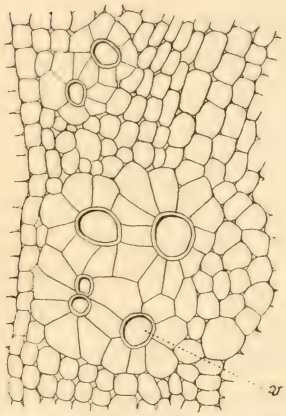


Fig. 7. — *Echium vulgare*. — Métaxylème de la racine et parenchyme qui l'entoure. — *v*, vaisseau de métaxylème.

Dans le genre *Echium* (fig. 7), ainsi que dans le *Lithospermum officinale*, les choses se compliquent. Au lieu de voir des cellules orientées dans des directions sensiblement parallèles, de chaque côté d'un massif central de métaxylème, nous voyons les cellules de ce même parenchyme orientées en étoiles, autour des vaisseaux de métaxylème (*v*, fig. 7), lesquels sont généralement isolés les uns des autres.

3° *Bois secondaire*. — Les vaisseaux du bois secondaire sont en nombre extrêmement variable suivant les différents genres, et disposés avec plus ou moins de régularité chez chacun d'eux.

Dans certains genres, notamment dans les genres *Pulmonaria* et *Amsinkia*, ils sont disposés assez peu régulièrement. Dans le genre *Pulmonaria*, l'anneau de bois secondaire (*bs*, fig. 6, 8) ne devient pas très épais et la moelle peut subsister pendant très longtemps. Les vaisseaux sont généralement isolés les uns des autres au milieu d'un parenchyme qui reste toujours cellulosique, et dont les éléments sont assez réguliers. Dans le genre *Amsinkia* (fig. 9), les vaisseaux sont également séparés par du parenchyme cellulosique très régulier. Ils sont plus nombreux au voisinage du

centre que vers la périphérie. A mesure que leur nombre

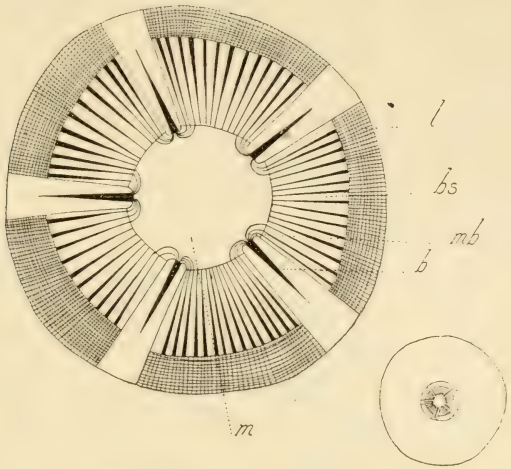


Fig. 8. — *Pulmonaria officinalis.* Schéma représentant les formations secondaires du liber et du bois. — *l*, liber; *bs*, bois secondaire; *mb*, métaxylème; *b*, bois primaire; *m*, moelle.

diminue, leur disposition radiale est un peu plus apparente,

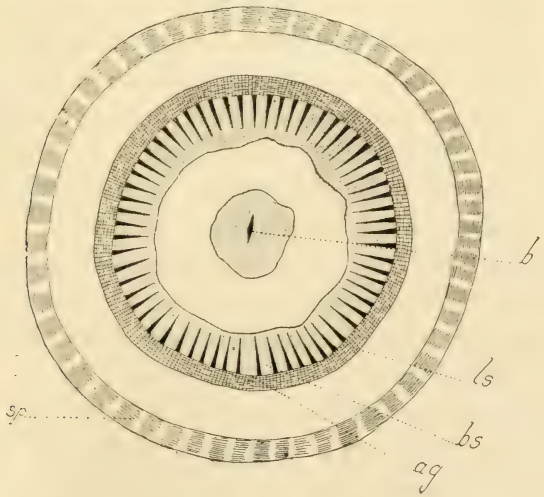


Fig. 9. — *Amsinkia angustifolia.* Schéma représentant la structure secondaire de la racine. — *b*, bois primaire; *bs*, bois secondaire; *ls*, liber secondaire; *ag*, assise génératrice; *sp*, formations subéro-phellodermiques.

et en même temps, à peu près en son milieu, le tissu inter-

calaire se différencie presque sans transition en sclérenchyme. Il en résulte la formation de deux zones, une zone centrale à très gros vaisseaux, et où les fibres sont plutôt rares, et une zone périphérique à vaisseaux plus petits et moins nombreux, entourés complètement de sclérenchyme.

Dans le genre *Lycopsis*, les vaisseaux du bois secondaire sont disséminés au milieu d'un parenchyme cellulosique dont les éléments affectent la plus grande régularité. Ces vaisseaux sont disposés suivant plusieurs anneaux concentriques plus ou moins discontinus. On rencontre peu de fibres. Vers la partie périphérique du massif ligneux, les vaisseaux de bois deviennent beaucoup plus rares et le parenchyme qui les sépare est entièrement sclérifié.

Dans les genres *Cerinthe*, *Echinospermum*, *Omphalodes*, *Myosotis*, *Lithospermum*, les vaisseaux du bois secondaire sont orientés suivant des files assez régulières. Ces files sont toujours discontinues, interrompues çà et là par du sclérenchyme. Elles sont séparées par du parenchyme assez régulier, dont on voit assez nettement la disposition radiale, et qui est sclérifié complètement, dans les genres *Echinospermum*, *Omphalodes*, et dans le *Lithospermum arvense*. Ces bandes radiales de parenchyme sont incomplètement sclérifiées dans le genre *Cerinthe* (la partie centrale restant cellulosique) et restent cellulosiques chez le *Lithospermum officinale*, et dans le genre *Myosotis*.

Enfin, chez d'autres genres, les files de vaisseaux sont réunies entre elles, en plus ou moins grand nombre, et forment plusieurs massifs dont chacun sur une coupe transversale a, à peu près, la forme d'un secteur.

Ainsi, dans le genre *Heliotropium*, chaque secteur comprend deux et plus souvent une seule file de vaisseaux ligneux. Chaque secteur est séparé du suivant par un rayon étroit qui n'a en général que deux assises de cellules. Celles-ci ont leurs parois cellulosiques, mais il n'est pas rare de voir certaines d'entre elles sclérifier leurs parois. Quelquefois, dans un secteur, une file de vaisseaux se divise en

deux, trois ou quatre, vers la périphérie, et alors, le sclérenchyme du secteur donne naissance, dans sa portion externe, à deux, trois ou quatre petits secteurs de second ordre.

Dans le genre *Anchusa* (fig. 10), le massif vasculaire

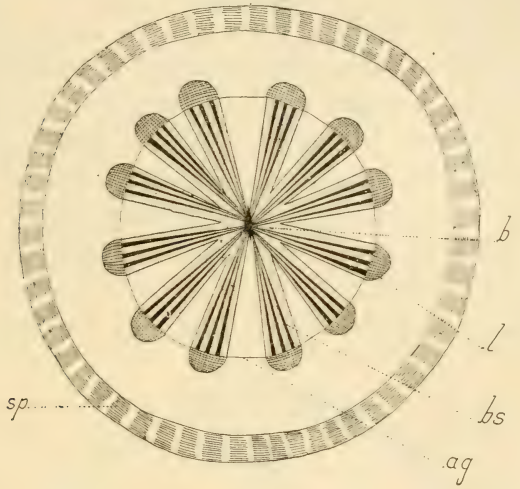


Fig. 10. — *Anchusa officinalis*. Schéma représentant la structure secondaire de la racine. — *b*, bois primaire; *l*, liber; *bs*, bois secondaire; *ag*, assise génératrice; *sp*, formations subéro-phellodermiques.

ligneux est divisé en une dizaine de secteurs. Dans chacun d'eux, on distingue très nettement les vaisseaux de fort gros calibre et les fibres de très petit calibre, disposées en séries radiales très nettes. On voit souvent, comme dans le cas précédent, un secteur se diviser en secteurs de second ordre, au voisinage de la périphérie.

Dans le genre *Alkanna*, la division en secteurs est beaucoup moins nette. On peut cependant arriver à en compter de quatre à huit, séparés par des rayons de parenchyme qui, dans certains cas, sont très étroits, au point même de laisser deux secteurs voisins se confondre en partie, et dans d'autres cas sont très larges; il en est cependant deux qui sont généralement assez visibles, ce sont ceux qui sont situés dans le prolongement des faisceaux ligneux primaires.

Dans le genre *Nonnea*, le nombre des secteurs peut être assez considérable, et, en outre, la sclérification dans chacun d'eux est fort incomplète. Ils sont en outre très inégaux les uns par rapport aux autres, les uns n'admettant qu'une file radiale de vaisseaux, les autres pouvant en comprendre jusqu'à une dizaine.

Dans le genre *Echium*, les secteurs, au nombre d'une quinzaine environ, comprennent deux régions distinctes : l'une, centrale, avec des vaisseaux peu nombreux, séparés par du parenchyme cellulosique ; l'autre, périphérique, avec des vaisseaux très nombreux, dans un sclérenchyme bien développé. Les rayons qui séparent les secteurs sont généralement cellulosiques : cependant on peut voir certains d'entre eux se sclérifier.

Enfin, la racine de *Symphytum* (fig. 11) comprend un

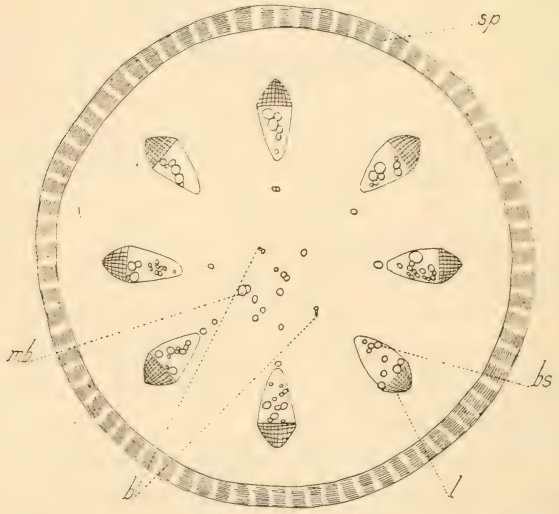


Fig. 11. — *Symphytum officinale*. Schéma représentant la structure secondaire de la racine. — *b*, bois primaire; *mb*, métaxylème ; *l*, liber; *bs*, bois secondaire; *sp*, formations subéro-phellodermiques.

nombre de vaisseaux extrêmement restreint. Ces derniers sont répartis par petits groupes, au nombre d'une huitaine environ, et qui sont adossés aux îlots de tubes criblés dont

nous avons déjà parlé. De cette façon se trouvent formés en quelque sorte un certain nombre de petits faisceaux libéro-ligneux dans lequel le bois est séparé du liber par l'assise génératrice. Cette dernière est très peu active. Nous avons vu qu'elle n'existait pas dans l'intervalle des faisceaux. Dans cette racine, les fibres manquent à peu près complètement.

CHAPITRE II

§ 1. — Tige : Morphologie externe.

Si nous considérons uniquement les Borraginées de la Flore d'Europe, nous remarquons que les genres qu'elles comprennent ont, au point de vue de la forme de la tige, un certain nombre de caractères communs. Les tiges sont pour la plupart annuelles ; elles se flétrissent à l'automne, pour faire place, au printemps suivant, chez les espèces vivaces, à de nouvelles tiges florifères. Un très petit nombre de tiges sont vivaces, et deviennent alors ligneuses ; ces dernières appartiennent toutes au genre *Lithospermum*. Nous commencerons par l'étude des tiges annuelles, pour nous occuper ensuite des tiges ligneuses.

a) *Tiges annuelles.*

Une tige de Borraginée présente, au premier abord, un aspect typique, que lui donnent des poils, souvent nombreux, distribués régulièrement sur la partie aérienne de la plante.

Ces poils, suivant leur nature, suivant leur nombre, contribuent à modifier, d'une façon sensible, l'aspect extérieur de la tige. S'ils sont fins et soyeux, la surface de la tige est comme veloutée ; c'est ce que l'on observe, par exemple, dans le genre *Cynoglossum*. Souvent, ils sont rigides et piquants, et suffisamment développés pour qu'il soit facile de les distinguer à l'œil nu : tels sont ceux que l'on rencontre dans les genres *Echium*, *Lycopsis* et *Amsinkia* ; dans le genre *Asperugo* ils sont à la fois rigides et recourbés en forme de crochets, la pointe des crochets regardant le sol.

D'autres fois enfin, le développement de ces poils est très faible, ou même nul, comme dans les genres *Cerinthe*, *Omphalodes*.

La tige est toujours verte, avec des degrés d'intensité différents, l'intensité dépendant de la quantité de chlorophylle emmagasinée dans les cellules sous-épidermiques.

La surface de la tige, examinée de près, présente certaines particularités dont nous allons maintenant nous occuper. Chaque entre-nœud possède, sur toute sa hauteur, un certain nombre de cannelures longitudinales plus ou moins accentuées. Ces cannelures (Pl. V, fig. 3 et 4) sont séparées par des sillons d'inégales profondeurs suivant les genres ; ces derniers très profonds dans les tiges de *Cynoglossum* et de *Lycopsis*, sont à peine visibles dans les genres *Cerinthe* et *Echium*. Ils sont, en outre, dans chaque entre-nœud, d'inégale profondeur les uns par rapport aux autres.

Pour rechercher l'origine de ces cannelures, suivons l'une d'elles dans toute sa longueur : nous constatons alors qu'elle est en continuité directe avec le bord libre d'une feuille située au-dessus ; si l'on regarde une feuille par sa face inférieure lorsqu'elle est relevée et appliquée contre la tige, on constate que la cannelure qui est en continuité avec l'un des bords du limbe, descend jusqu'à la feuille qui est immédiatement au-dessous ; d'autre part, la cannelure qui est en continuité avec le bord opposé franchit généralement deux entre-nœuds et s'arrête à l'endroit où s'insère la partie libre de la deuxième feuille située au-dessous.

Or, les feuilles qui s'insèrent sur la tige étant dépourvues de pétiole et leurs bords étant en continuité avec ces cannelures longitudinales dont nous venons de parler, nous pouvons les ranger dans la catégorie des feuilles décurrentes. Dans le *Symphytum officinale*, les cannelures de la tige sont munies d'une aile foliacée qui est identique à celle que l'on trouve sur les bords du pétiole des feuilles de la base.

b) *Tiges ligneuses.*

Examinons une jeune tige de *Lithospermum fruticosum*. Elle a tout à fait le même aspect que celles que nous avons étudiées plus haut. Les feuilles sont également concrescentes avec elle.

Vers la fin de la première année, c'est-à-dire après l'apparition des formations secondaires extralibériennes, l'écorce s'exfolie : en s'exfoliant, elle entraîne, bien entendu, la partie de chaque feuille qui est concrescente avec la tige. Cette exfoliation se faisant de bas en haut, il en résulte que les feuilles ne se flétrissent pas simultanément sur toute la tige, mais en suivant le sens de l'exfoliation, c'est-à-dire en commençant par la partie inférieure de la tige.

§ 2. — Rhizome. Tige. Pétiole : Morphologie interne.

Nous allons étudier dans ce paragraphe trois organes différents : rhizome, tige, pétiole. Ils possèdent un certain nombre de caractères particuliers qui dépendent du rôle spécial qu'ils ont dans la vie de la plante. Loin de négliger ces caractères, nous aurons soin de les mettre en évidence. Mais il est un grand nombre de caractères communs qu'il est utile de signaler. Il est frappant de voir comment les tissus qui ont même origine se développent dans chacun de ces organes d'une façon analogue, comme quoi la différenciation de ces mêmes tissus se fait d'une façon identique, et combien peu de modifications s'opèrent en eux, en passant du rhizome dans la tige, et de la tige dans le pétiole; l'anatomie comparée de chacun de ces organes permettra de faire ressortir ces caractères de la façon la plus frappante.

Épiderme. — Les cellules épidermiques présentent à peu près dans tous les genres les mêmes caractères. Toujours nettement visibles dans la tige et le pétiole, elles sont par-

fois difficiles à observer dans certains rhizomes tels, par exemple, que celui d'*Omphalodes verna*; on voit alors, à la périphérie de l'écorce quelques assises de cellules, dont la plus externe représente l'épiderme, et qui, en partie détruites, permettent à peine de découvrir leur forme et leur aspect primitifs.

L'épiderme se présente en général sous l'aspect d'une assise de cellules régulières, ayant dans certains cas une forme à peu près quadrangulaire en coupe transversale; d'autres fois, chez le *Symphytum*, par exemple, les cellules épidermiques ont en coupe transversale une forme arrondie, et font individuellement saillie vers l'extérieur. Elles sont toujours sensiblement allongées dans le sens de la longueur de la tige ou du pétiole.

On observe à la surface de cet épiderme une cuticule pouvant atteindre une certaine épaisseur dans les genres *Echinospermum*, *Omphalodes* (Pl. VII, fig. 1), *Cerinthe*, *Amsinkia*, et particulièrement dans le *Lithospermum fruticosum*. Dans d'autres genres, les parois des cellules épidermiques ont toutes une épaisseur uniforme, c'est ce que l'on observe dans les genres *Asperugo*, *Eritrichium*, *Borrago*, *Cynoglossum*, *Alkanna*, *Myosotis*, *Pulmonaria*.

Mentionnons en passant un phénomène particulier que l'on observe chez la Pulmonaire : si chez cette plante, en coupe transversale, on examine le rhizome, la tige, le pétiole, ou même la feuille, on remarque qu'en certains endroits l'épiderme se décolle, pour ainsi dire, en entraînant avec lui l'assise de cellules sous-épidermiques. De la sorte, c'est alors l'assise suivante de l'écorce qui est appelée à jouer le rôle protecteur de l'épiderme, et on peut remarquer que les cellules de cette assise qui sont extrêmement régulières épaississent leur paroi externe, et présentent à s'y méprendre l'illusion d'un véritable épiderme.

A l'étude des cellules de l'épiderme se rattache celle des poils épidermiques dont nous allons énumérer les principales formes.

Peu de genres, avons-nous vu, en sont dépourvus, ce sont les genres *Cerinthe* et *Omphalodes* (Pl. VII, fig. 1).

La forme la plus simple que peuvent présenter les poils

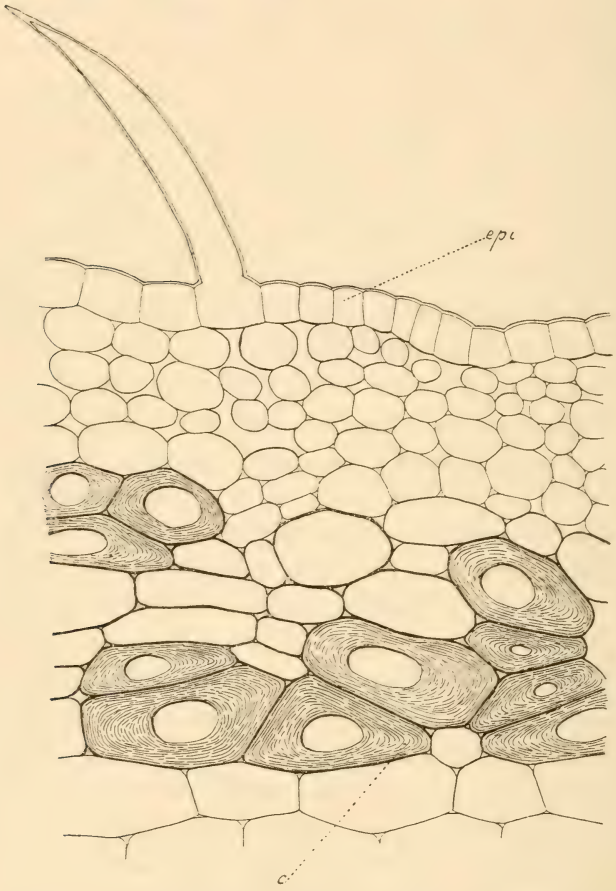


Fig. 12. — *Echium vulgare*. Partie externe de l'écorce de la tige. — *c*, cellules à parois épaissies; *épi*, épiderme.

épidermiques s'observe chez le genre *Symphytum*; on voit dans cet exemple un certain nombre de poils unicellulaires, hyalins, de diamètre assez faible, et ayant une longueur environ dix fois plus grande que le diamètre; ils sont chacun en continuité directe avec une cellule épidermique

dont la dimension est sensiblement égale aux autres cellules de l'épiderme. Ces mêmes poils peuvent s'observer dans un certain nombre de genres, notamment dans les genres *Alkanna*, *Nonnea*, *Pulmonaria*, *Amsinkia*, *Echium* (fig. 12), *Anchusa*.

Le plus souvent ils ont un calibre relativement énorme, sont plus ou moins allongés et possèdent un renflement considérable à leur base; leurs parois sont très épaisses; en outre, les cellules épidermiques au milieu desquelles ils sont implantés ont acquis un développement tout à fait exagéré, de sorte que ces poils paraissent enchâssés, par leur base élargie au milieu d'une rosette de cellules, tantôt simple, tantôt double (Pl. VII, fig. 4). Ces poils se rencontrent dans la plupart des genres, mais ils sont remarquablement développés dans les genres *Nonnea*, *Amsinkia*, *Lycopsis*, *Echium*. Dans ce dernier genre, ainsi que dans le *Lithospermum fruticosum*, la paroi de chaque poil est loin d'être lisse : on y remarque une foule de petites saillies en relief qui en tapissent la surface, et qui lui donnent un aspect absolument spécial.

Une dernière catégorie de poils se rencontre seulement dans quelques espèces. Ce sont des poils pluricellulaires, dont la cellule terminale se renfle en forme de sphère; le reste du poil est en général formé d'une ou de deux cellules à peu près cylindriques disposées bout à bout. Ces poils (Pl. VII, fig. 3) sont beaucoup plus fins que les précédents, et se rencontrent sur la tige et le pétiole d'*Alkanna tinctoria*, d'*Heliotropium europæum*, sur le pétiole de *Borrago officinalis*, et sur la tige du *Lithospermum fruticosum*.

Écorce. — A l'écorce du rhizome et de la tige correspond le parenchyme du pétiole; nous allons faire l'étude simultanée de ces différents tissus. Mais, auparavant, il importe de faire quelques remarques sur la forme générale de l'écorce. Limitée extérieurement par l'épiderme qui a partout une épaisseur constante, l'écorce épouse rigoureusement les contours de la tige; or, nous avons vu, en

étudiant la morphologie externe de cette dernière, que les bords de chaque feuille étaient en rapport avec des cannelures très visibles sur certaines tiges, presque invisibles sur certaines autres. Ces cannelures se traduisent en coupe par des saillies plus ou moins marquées, limitées par des sillons de profondeur variable; et si nous insistons sur la présence de ces saillies, c'est que nous rencontrons souvent à leur niveau quelques variations de structure.

Dans la généralité des cas, c'est-à-dire dans les genres *Symphytum*, *Borrago*, *Nonnea*, *Lycopsis*, *Cynoglossum*, *Myosotis*, *Alkanna*, *Echinospermum*, *Omphalodes* (Pl. VII, fig. 1), les deux ou trois premières assises corticales sont formées de cellules petites, arrondies, lâchement unies les unes aux autres, laissant entre elles de nombreuses lacunes dont les plus grandes peuvent atteindre la taille de plusieurs cellules; les parois de ces cellules sont toujours extrêmement fines. Dans l'écorce d'*Heliotropium europæum*, cette même zone existe; mais elle est en général moins lacuneuse, et les cellules qui la constituent sont souvent allongées dans le sens radial, donnant ainsi l'aspect d'un véritable tissu en palissade.

Dans les plantes dont nous venons de parler, le parenchyme pétiolaire ne présente pas toujours cet aspect à la périphérie; ainsi, dans les genres *Cynoglossum* et *Lycopsis* la partie lacuneuse de ce parenchyme est remplacée par une zone de cellules à parois minces, mais bien unies les unes aux autres.

La zone sous-épidermique de la tige est lacuneuse, soit d'une façon continue, soit avec des solutions de continuité. Cette zone présente une forme annulaire dans les genres *Lithospermum*, *Symphytum*, *Nonnea*, *Anchusa*, *Echinospermum;* elle existe même au niveau des cannelures, quel que soit leur degré de développement. Dans d'autres genres, au contraire (*Lycopsis*, *Amsinkia*, *Asperugo*, *Echium*, *Pulmonaria*, *Cynoglossum*, *Myosotis*, *Alkanna*, *Omphalodes*), cette zone est remplacée au niveau de chaque

cannelure par du tissu collenchymateux; chaque cannelure est donc parcourue par un cordon de collenchyme sous-épidermique, limité vers l'intérieur, par le tissu cortical. Même chez ceux des genres que nous venons de signaler, dont les cannelures sont à peine marquées et présentent par cela même un minimum de développement (*Omphalodes*), ces faisceaux de collenchyme sont toujours nettement visibles (Pl. VII, fig. 1).

Le parenchyme du pétiole présente, à quelques différences près, les mêmes caractères. Le pétiole est en général ailé chez les Borraginées, et c'est au niveau de ces ailes, que l'on peut observer quelques variations dans la nature des tissus. Dans la plupart des genres, les ailes du pétiole, qui d'ailleurs sont en continuité directe avec les cannelures de la tige, sont constituées principalement par du tissu assimilateur; les cellules de ce tissu ont une forme assez irrégulière et sont très lâchement unies les unes aux autres; les genres chez lesquels le pétiole montre cette disposition d'une façon nette sont les genres *Symphytum*, *Borrago*, *Echinospermum*, *Asperugo*, *Anchusa*, *Pulmonaria*, *Nonnea*.

Dans les pétioles d'*Echium*, de *Cynoglossum* (fig. 13), et de *Lithospermum purpureo-cœruleum* (fig. 14), les ailes du pétiole sont parcourues dans toute leur étendue par un cordon de collenchyme bien développé.

Le pétiole ayant une forme semi-circulaire, nous lui considérerons une face supérieure concave et une face inférieure convexe. Dans la majorité des cas, la région parenchymateuse sous-épidermique ne présente, au niveau de la partie médiane de ces deux faces, aucun caractère particulier. Dans le genre *Omphalodes*, le tissu sous-épidermique est constitué, sur toute la longueur du pétiole, vers le milieu de la face inférieure, par des cellules sphériques à parois non épaisses et bien unies les unes aux autres. Dans les genres *Pulmonaria*, *Cynoglossum* (fig. 13), *Lycopsis*, *Echinospermum* (fig. 18), la même zone comprend des

cellules à parois épaisses, constituant ainsi une sorte de collenchyme; on peut donc dire que, dans ce cas, le pétiole

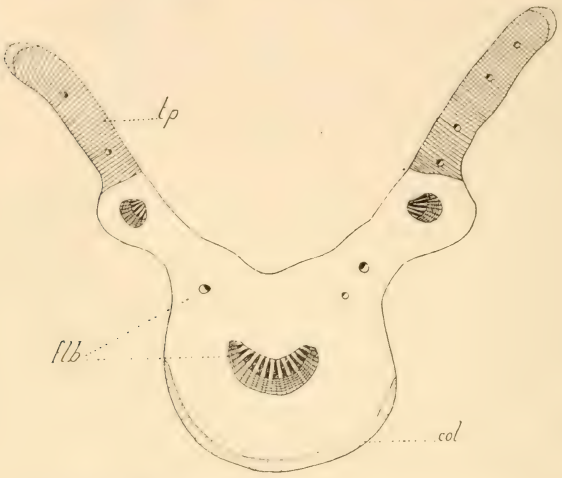


Fig. 13. — *Cynoglossum officinale*. Coupe schématique de pétiole. — *flb*, faisceau libéro-ligneux; *tp*, tissu palissadique; *col*, collenchyme.

possède une zone de renforcement à sa face inférieure. Dans les genres *Lithospermum* (fig. 14), *Anchusa* et *Nonnea*, on retrouve cette même zone de renforcement sous-épidermique à la face inférieure ; mais il en existe une seconde dans la partie médiane de la face supérieure ; cette dernière est également formée par un petit groupe de cellules à parois épaisses.

Fig. 14. — *Lithospermum purpureo-cœrulum*. Coupe schématique de pétiole. — *flb*, faisceau libéro-ligneux; *col*, collenchyme.

Dans le genre *Heliotropium*, le tissu palissadique et le tissu collenchymateux forment, dans le pétiole, une double gaine continue, sous-épidermique (fig. 16).

Les autres assises de cellules de l'écorce, ainsi que celles du parenchyme pétiolaire, ne présentent pas de caractères bien particuliers. En général, on peut remarquer que la

taille de ces cellules croît progressivement de l'extérieur

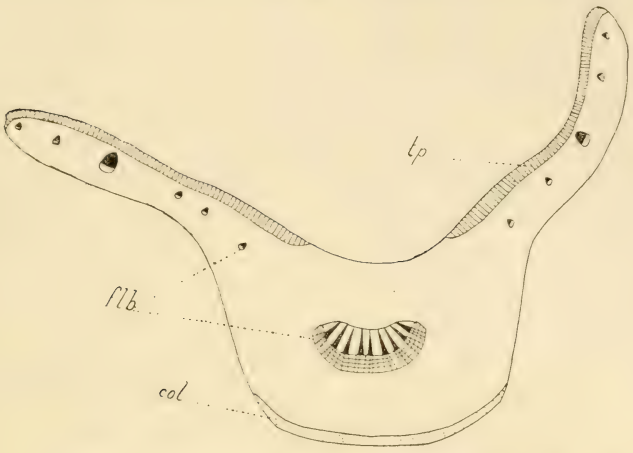


Fig. 15. — *Echinospermum deflexum*. Coupe schématique de pétiole. — *flb*, faisceau libéro-ligneux; *col*, collenchyme; *tp*, tissu palissadique.

vers l'intérieur. En même temps, on constate une dimi-

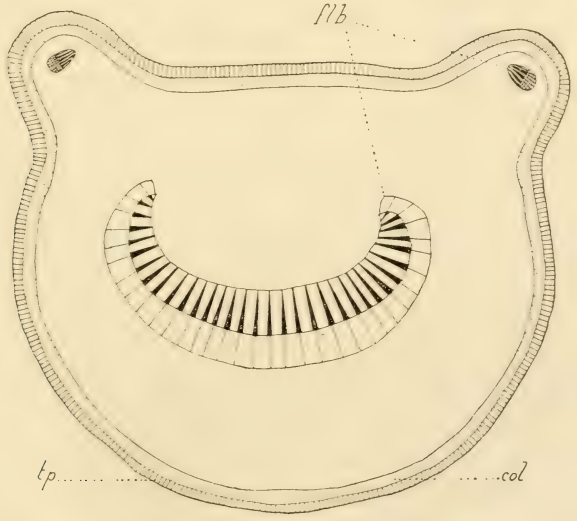


Fig. 16. — *Heliotropium europæum*. Coupe schématique de pétiole. — *flb*, faisceau libéro-ligneux; *tp*, tissu palissadique; *col*, collenchyme.

nution d'épaisseur également progressive de la paroi de ces

mêmes cellules. On peut donc dire que les cellules de cette région de l'écorce ont leurs parois d'autant plus minces, qu'elles sont de taille plus grande. Elles sont toutes, sans exception, sphériques, et sont séparées les unes des autres par de nombreux méats généralement triangulaires.

A ce type général de structure que l'on trouve dans l'écorce de la plupart des genres, nous citerons quelques exceptions. Dans l'écorce de certains rhizomes (*Pulmonaria*, *Omphalodes*), la taille des cellules va en diminuant très légèrement, de l'extérieur vers l'intérieur de l'écorce ; en outre, elles ont toutes leurs parois d'égale épaisseur.

Dans le genre *Borrago* (fig. 17), si nous examinons le

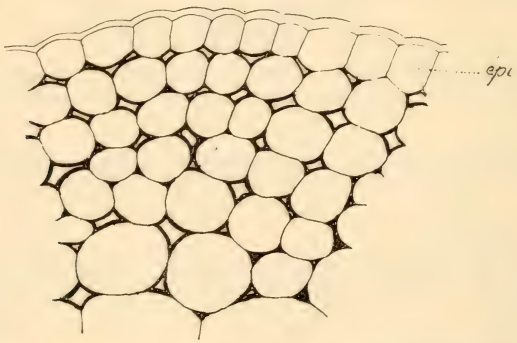


Fig. 17. — *Borrago officinalis*. Épiderme et tissu sous-épidermique du pétiole. — *épi*, épiderme.

parenchyme du pétiole, nous pouvons constater, au-dessous du tissu lacuneux sous-épidermique, l'existence de deux zones concentriques distinctes : la zone externe comprend environ quatre assises de cellules : les cellules de ces assises sont disposées en séries radiales assez régulières ; elles sont donc séparées les unes des autres par des méats quadrangulaires. Elles sont en outre de petite taille. Dans l'écorce de la tige, l'épaisseur de cette zone est plus considérable au niveau des cannelures que dans les intervalles, on remarque alors dans ces régions l'apparition de nouvelles assises semblables. Quand la tige vieillit, on assiste dans cette zone corticale, à un épaississement

général de toutes les parois cellulaires; en même temps, certaines cellules s'accroissent plus que d'autres, ce qui détruit en grande partie la régularité primitive; il se forme alors à ce moment des méats triangulaires. Dans les cannelures, l'épaississement peut être assez considérable pour donner naissance à un tissu collenchymateux très net. La zone corticale interne, formée à peu près d'un même nombre d'assises de cellules que la zone externe, comprend des cellules beaucoup plus grosses.

Ces dernières, arrondies, ne sont pas disposées en séries radiales, et par conséquent laissent subsister entre elles des méats triangulaires. Notons en passant, dans le *Myosotis palustris* (Pl. III, fig. 3), la présence constante, dans le tissu cortical, de lacunes assez nombreuses. Ces lacunes, qui sont dues à la vie sinon aquatique au moins palustre de cette plante, ne se retrouvent pas, pour cette raison, chez les autres espèces du genre *Myosotis*.

L'écorce de la tige d'*Echium* (fig. 12) possède une zone de cellules d'aspect absolument particulier, et qui ne ressemble à rien de ce que nous avons vu jusqu'ici dans l'écorce de la tige des Borraginées; dans le pétiole même d'*Echium*, on ne la retrouve pas. L'épaisseur de cette zone est absolument variable, suivant les différentes régions de l'écorce que l'on considère. Elle fait totalement défaut au niveau de l'insertion de la partie libre de chaque feuille. Dans cette zone, toutes les cellules ont leurs parois épaissies, mais l'épaississement ne se fait pas pour chacune d'elles dans les mêmes proportions : chez les unes, l'épaississement est à peine appréciable, chez les autres il est assez considérable pour oblitérer complètement la cavité cellulaire. En outre, ces cellules (fig. 12) sont aplaties dans le sens tangentiel ; mais, cet aplatissement n'est pas le même pour toutes les cellules : les unes conservent une forme presque sphérique, les autres, au contraire, ont leurs parois opposées presque accolées l'une à l'autre. Sur une coupe longitudinale, on remarque que ces cellules sont

extrêmement allongées, et forment par conséquent une solide gaine de soutien tout autour de la tige. Les assises de cellules les plus internes de l'écorce ont un aspect absolument normal.

Cylindre central. — Dans la tige des Borraginées, le cylindre central présente quelques différences d'aspect qui sont dues à la disposition relative et au développement variable des faisceaux libéro-ligneux chez les différents genres. Ces derniers restent dans certains cas nettement séparés les uns des autres ; une coupe transversale permet alors de distinguer un nombre assez variable de faisceaux disposés en un cercle plus ou moins régulier et séparés tantôt par une bande de tissu cellulosique, tantôt par une bande de très faible épaisseur, formée par du tissu différencié. Cette disposition peut s'observer dans les genres *Symphytum*, *Nonnea*, *Pulmonaria*, *Myosotis*, *Omphalodes*. Dans d'autres cas, les faisceaux sont réunis en un anneau continu par différenciation précoce du tissu qui les sépare : cet anneau est en général régulier, d'épaisseur à peu près uniforme; c'est ce que l'on peut voir très nettement dans les genres *Borrago*, *Anchusa*, *Cynoglossum*.

Les faisceaux du pétiole présentent, comme caractère commun, d'être toujours isolés les uns des autres. Il est entendu que nous considérons toujours des coupes de pétiole faites à l'union de ce dernier avec le limbe, puisque c'est à ce niveau seul qu'existe la structure caractéristique du pétiole.

Sur une coupe transversale de pétiole à ce niveau, on remarque au premier abord trois zones absolument distinctes : 1° une région médiane à parenchyme plus ou moins collenchymateux; 2° deux régions latérales qui sont les ailes du pétiole et dont la structure se rapproche souvent de celle de la feuille.

Dans la région pétiolaire médiane existe tantôt un seul faisceau (*Lithospermum*, *Alkanna*) qui est le faisceau pétiolaire médian tantôt et plus souvent plusieurs gros faisceaux

qui sont le pétiolaire médian et quelques pétiolaires latéraux.

Dans les ailes du pétiole, on peut trouver de gros fais-

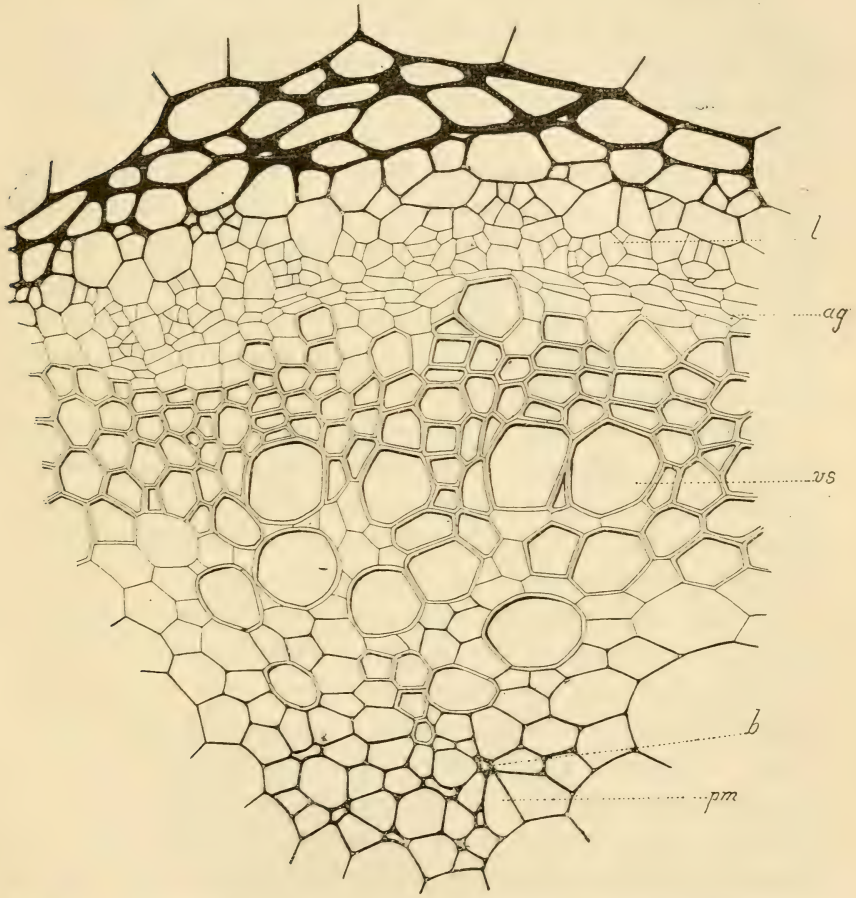


Fig. 18. — *Symphytum tuberosum.* Faisceau libéro-ligneux. — *pm*, tissu de la zone périmédullaire; *b*, bois primaire; *vs*, vaisseau de bois secondaire; *ag*, assise génératrice; *l*, liber.

ceaux identiques aux précédents (*Alkanna*, *Omphalodes*), mais on y trouve toujours de tout petits faisceaux dont les éléments sont extrêmement fins.

Le faisceau médian est toujours bien développé ; les faisceaux latéraux, de dimension moindre, sont en nombre

variable suivant les genres ; ils ne sont pas toujours en nombre égal de chaque côté, ce qui peut altérer légèrement la symétrie bilatérale du pétiole.

Le type de structure le plus simple est le type à trois faisceaux, l'un médian, les deux autres latéraux ; c'est ce que l'on observe dans *Amsinkia angustifolia*, *Alkanna tinctoria*, *Heliotropium europæum* (fig. 16), *Lithospermum arvense*.

Le nombre des faisceaux latéraux est de cinq à six dans *Cynoglossum officinale* (fig. 13), *Cerinthe aspera*, de sept à neuf dans *Asperugo procumbens*, *Pulmonaria officinalis*, *Anchusa sempervirens*, *Echium vulgare*, *Heliotropium curassavicum*, *Symphytum officinale*, *Omphalodes linifolia* et *Borrago officinalis* ; il est de onze à douze dans *Echinospermum deflexum* (fig. 15).

Péricycle. — Dans la généralité des cas, les cellules du péricycle ne présentent absolument aucun caractère particulier. Ce sont des cellules parenchymateuses, et ressemblant beaucoup aux cellules de l'écorce. Elles présentent le même aspect dans la tige et dans le pétiole.

A cette règle générale, nous pouvons citer une exception qui nous est fournie par le genre *Heliotropium* (fig. 19). A l'état jeune, les tiges de ce genre présentent un péricycle dont les caractères sont ceux que nous avons indiqués plus haut. A mesure qu'elle vieillit, on peut voir dans chaque tige quelques cellules péricycliques se cloisonner plus ou moins, puis épaissir fortement leurs parois (*fl*, fig. 19). De cette façon se forment, aux dépens du péricycle, plusieurs faisceaux de sclérenchyme dont le nombre varie suivant le diamètre de la tige ; chaque faisceau comprend un nombre de fibres très variable : on peut en trouver qui sont réduits à une seule fibre, on peut en voir au contraire comprenant sept ou huit fibres.

Quel est le sort de ces faisceaux au niveau de l'insertion des feuilles ? Si l'on suit l'un d'entre eux pendant une certaine hauteur, on peut voir que les fibres dont il est cons-

titué diminuent progressivement de calibre, et même, à un

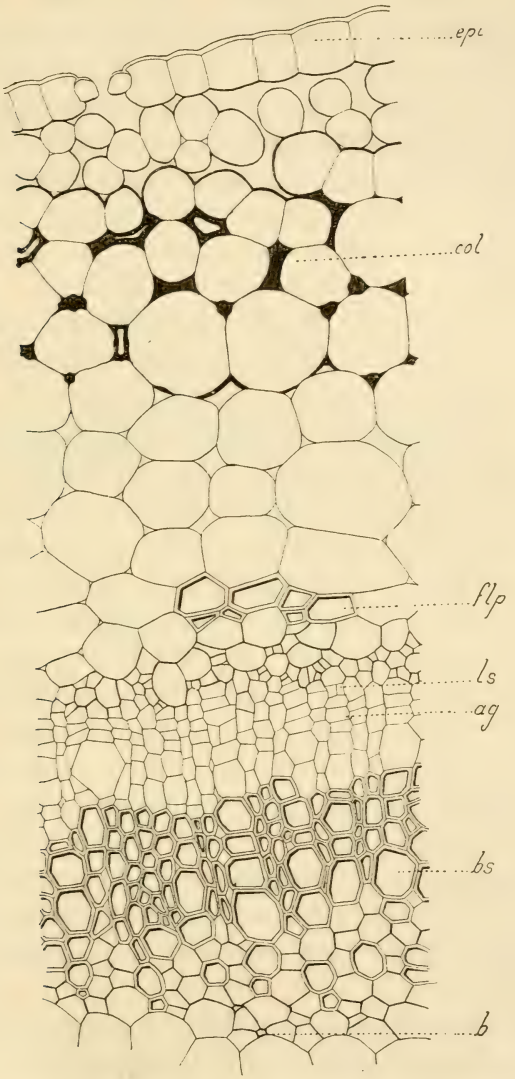


Fig. 19. — *Heliotropium curassavicum*. Secteur d'une coupe de tige. — *épi*, épiderme; *col*, collenchyme; *flp*, fibres1 péricycliques; *ls*, liber secondaire; *ag*, assise génératrice; *bs*, bois secondaire; *b*, bois primaire.

certain niveau, il arrive que les fibres ont complètement disparu ; le péricycle possède à ce niveau l'as-

pect de celui d'une jeune tige. En jetant alors un coup d'œil sur le reste du cylindre central, nous remarquons qu'à ce même niveau, la symétrie de structure est troublée et qu'un faisceau foliaire est sur le point de se séparer de l'anneau libéro-ligneux. En résumé, chaque cordon de sclérenchyme s'amoindrit à mesure qu'il progresse en hauteur pour disparaître complètement à l'endroit de l'insertion d'une feuille.

De ces faits il est logique de déduire que, dans le pétiole d'*Heliotropium*, on doit noter une absence complète de fibres péricycliques. Et en effet, des coupes de pétiole montrent dans les espèces de ce genre, un péricycle formé de cellules parenchymateuses à parois minces.

Liber. — Nous allons examiner successivement quelle est la structure du liber primaire, du métaphloème et du liber secondaire, dans la tige, dans le rhizome et dans le pétiole.

1° Tige. — a) *Liber primaire.* — Le liber primaire, dans la tige, se présente sous l'aspect de faisceaux en forme d'arcs, en nombre plus ou moins considérable et nettement séparés les uns des autres. Chez la tige plus âgée, ces faisceaux peuvent, par la croissance de leurs éléments et par suite par le rapprochement de leurs extrémités voisines, donner l'apparence d'un anneau libérien primaire continu (*Lithospermum*) ou à peu près continu (*Alkanna*).

De toute façon il est facile de retrouver, dans ces faisceaux, les tubes criblés primaires dont la lumière est le plus souvent obturée, chacun d'eux ayant été littéralement écrasé par la pression qui résulte de la croissance des éléments voisins.

En même temps que s'accroissent les éléments libériens primaires, on peut assister, dans certains genres à un épaississement notable de leurs parois. Les genres chez lesquels cet épaississement est le plus considérable sont les genres *Asperugo*, *Symphytum* (fig. 18), *Nonnea* (fig. 20), *Lithospermum*, *Cynoglossum*, *Cerinthe*. Dans d'autres cas, cet épaississement est très faible ou même n'a pas lieu, c'est ce

qui existe chez les genres *Anchusa*, *Borrago Myosotis*, *Omphalodes* (Pl. VII, fig. 1), *Onosma*, *Pulmonaria* (fig. 21).

Dans le genre *Heliotropium* (fig. 19), la disposition des éléments libériens primaires est un peu spéciale. En dedans du péricycle, et accolés aux éléments de ce dernier, sont régulièrement situés les tubes criblés primaires qui s'obturent rapidement, comme nous l'avons indiqué précédemment. Entre ces derniers sont intercalées des cellules libé-

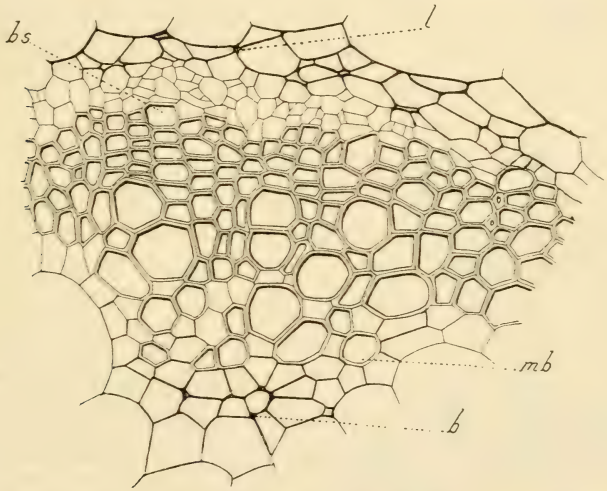


Fig. 20. — *Nonnea alba*. Faisceau libéro-ligneux de la tige. — *l*, liber primaire ; *bs*, bois secondaire ; *mb*, métaxylème ; *b*, bois primaire.

riennes de nature également primaire et d'aspect arrondi. L'ensemble du liber primaire (*l*, fig. 19) de la tige présente donc une alternance bien nette de tubes criblés et de cellules libériennes.

b) *Métaphloème*. — Les éléments du métaphloème sont en général assez faciles à distinguer des autres éléments libériens de la tige. D'abord, ils n'épaississent pas leurs parois, ce qui permet à première vue de les distinguer du liber primaire, dans les tiges où ce dernier s'épaissit plus ou moins fortement ; puis, les tubes criblés ne s'obturent pas tandis que le contraire a lieu dans le liber primaire ;

enfin, les éléments qui le constituent ont une orientation

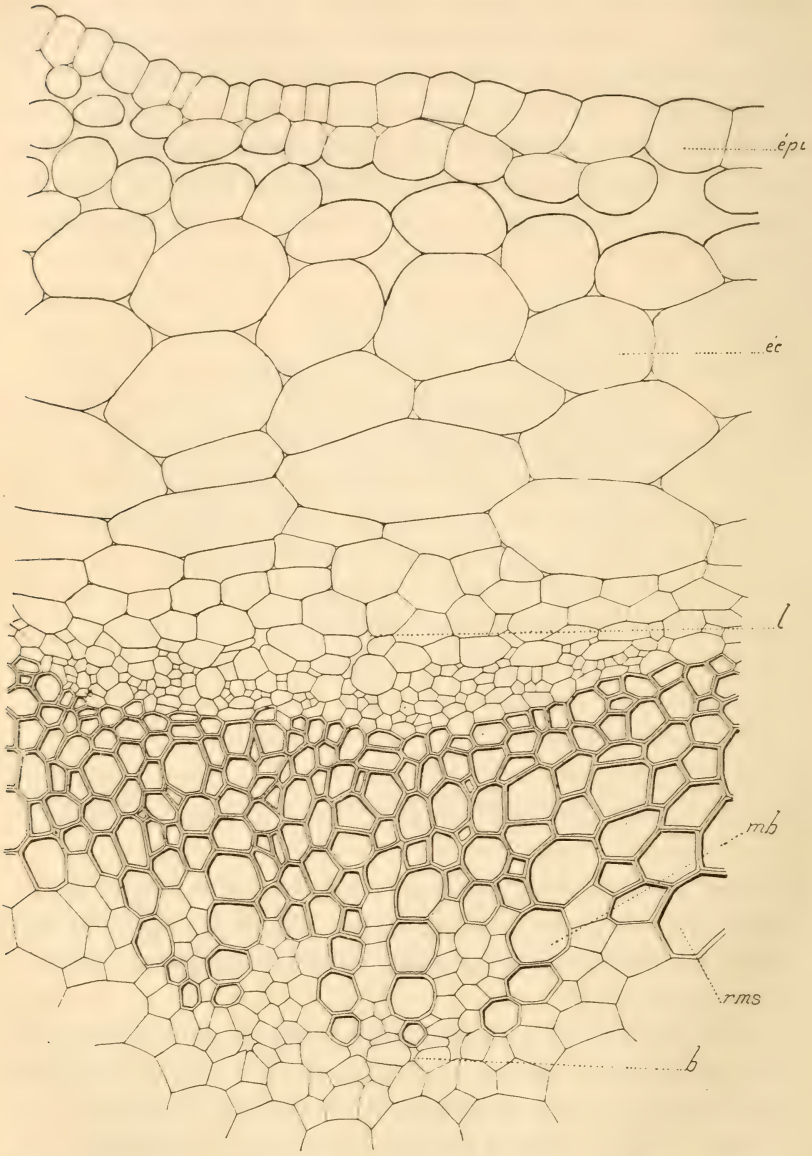


Fig. 21. — *Pulmonaria officinalis*. Secteur d'une coupe de tige. — *épi*, épiderme; *éc*, écorce; *l*, liber; *mb*, métaxylème; *rms*, rayon médullaire secondaire; *b*, bois primaire.

quelconque, provenant de cloisonnements dépourvus

d'orientation spéciale, ce qui permet de les distinguer immédiatement du liber secondaire.

Le métaphloème se développe d'une façon inégale non seulement suivant les différents genres, mais encore suivant les différents faisceaux. Il est très abondant dans les genres *Pulmonaria* (fig. 21), *Omphalodes* (Pl. VII, fig. 1), *Myosotis*, moins abondant dans les autres genres. Il n'est pas rare de voir du métaphloème se différencier dans l'intervalle de deux faisceaux libériens primaires, avec tendance, par conséquent à constituer un anneau continu ; cette apparition de métaphloème dans l'intervalle de deux faisceaux est très nette dans les tiges d'*Alkanna* et de *Symphytum*.

c) *Liber secondaire*. — Le liber secondaire possède, dans la tige des Borraginées, la structure classique qu'on lui connaît dans la plupart des familles, avec ses éléments disposés en files radiales. Nous n'avons donc ici qu'à étudier les quelques caractères particuliers que peuvent présenter son apparition et son développement.

Dans un certain nombre de genres, l'apparition des premiers éléments libériens secondaires a lieu d'assez bonne heure ; c'est ce que l'on observe dans les genres *Anchusa*, *Cerinthe*, *Cynoglossum*, *Onosma*, *Lithospermum*, *Lycopsis*, *Amsinkia*. Dans tous ces genres, le liber secondaire se présente sous l'aspect d'un anneau dont l'épaisseur peut varier ; si en effet les cloisonnements sont peu rapides et la différenciation lente, l'anneau libérien secondaire est de faible épaisseur (*Lycopsis*, *Amsinkia*). Dans la tige d'*Anchusa sempervirens*, la différenciation est très précoce, le fonctionnement de l'assise génératrice est très rapide de sorte que l'anneau libérien est fort bien développé.

Dans quelques cas, principalement dans la tige de *Nonnea* (fig. 20), le liber secondaire peut faire défaut dans l'intervalle de deux faisceaux libéro-ligneux ; dans cette région, cependant, l'absence de liber n'est pas toujours la règle, et on peut dire, pour être plus précis, que dans une tige de

Nonnea le liber secondaire fait défaut entre certains faisceaux libéro-ligneux seulement.

L'absence de liber secondaire dans l'intervalle de deux faisceaux devient alors la règle dans les genres *Omphalodes* (Pl. VII, fig. 1) et *Symphytum* (fig. 18). Dans ces deux derniers genres, le liber secondaire de chaque faisceau est extrêmement peu développé. C'est donc au métaphloème qu'échoit, dans ce dernier cas, le rôle conducteur dévolu au liber. Si enfin nous recherchons ce même liber secondaire dans les genres *Myosotis* et *Pulmonaria*, nous voyons que bien souvent il fait totalement défaut dans la tige (fig. 21). Très tardivement, en effet, dans une certaine zone de cellules séparant le bois du métaphloème, on voit se former les cloisons tangentielles, indice de la formation d'une assise génératrice; les quelques cellules issues de cette assise n'ont pas en général le temps de se différencier, et la tige se flétrit avant la formation du liber secondaire.

Nous pouvons noter, en passant, le développement particulier du liber secondaire dans la tige d'*Heliotropium* (fig. 19). Les éléments qui le composent affectent la plus grande régularité, toujours disposés en files radiales des plus nettes. Certaines de ces files sont uniquement formées de cellules libériennes, les autres comprennent à la fois cellules libériennes et tubes criblés; si l'on observe la disposition relative de ces deux sortes de files d'éléments libériens, on trouve qu'elles alternent à peu près régulièrement.

2° Rhizome. — a) *Liber primaire et métaphloème.* — Dans les rhizomes de *Pulmonaria officinalis* (Pl. VIII, fig. 1) et d'*Omphalodes verna*, le liber primaire présente, à peu de différences près les caractères qu'il possède dans les tiges des mêmes genres. Il en est de même pour le métaphloème. Cependant, on peut remarquer que les parois des éléments libériens sont assez fortement épaissies dans le rhizome de ces plantes, tandis que, dans la tige, elles présentent toujours une extrême minceur. Dans le rhizome de *Symphytum tuberosum*, au contraire, le faisceau libérien pri-

maire est extrêmement peu développé; les parois des éléments qui le composent ne se sont pas épaissies, d'où il résulte que la pression provenant de la croissance des tissus voisins les a fort déformés et rendus méconnaissables.

b) *Liber secondaire.* — Une coupe de rhizome de *Pulmonaria officinalis* (Pl. VIII, fig. 1) et d'*Omphalodes verna* nous permet d'observer un développement notable du liber secondaire. Ce liber assez développé dans le rhizome d'*Omphalodes*, prend une très grande extension dans celui de *Pulmonaria*. En somme, dans ces deux genres, au point de vue des formations libériennes, la structure du rhizome a de grandes analogies avec celle de la tige; et si l'on pouvait imaginer ce que deviendrait le liber d'une tige qui continuerait sa croissance et la différenciation de ses éléments, il est vraisemblable que ce liber deviendrait identique à celui du rhizome. Dans le rhizome de *Symphytum tuberosum* (Pl. VIII, fig. 2), le liber secondaire est extrêmement réduit. Il se restreint pour chaque faisceau (et les faisceaux sont en petit nombre) à quatre ou cinq files de cellules dont le nombre augmente avec une extrême lenteur.

3° Pétiole. — a) *Liber primaire.* — Le liber primaire, toujours facile à distinguer dans le pétiole des Borraginées, se présente sous l'aspect de faisceaux dont la forme varie suivant les différents genres. Dans le genre *Pulmonaria* (Pl. IV, fig. 3), le faisceau libérien primaire a la forme d'un demi-anneau, le faisceau libéro-ligneux médian présentant une courbure très accusée. Dans des exemples beaucoup plus nombreux tels que les genres *Lycopsis*, *Myosotis*, le faisceau libérien primaire médian mesure un angle beaucoup moins ouvert, la convexité de l'arc libérien étant beaucoup moindre.

Quel que soit le degré de développement des éléments du liber primaire, on les trouve toujours bien développés dans le faisceau libéro-ligneux médian du pétiole. Mais, il arrive souvent que les faisceaux latéraux en soient complè-

tement dépourvus. C'est ainsi que, notamment dans les genres *Pulmonaria*, *Echinospermum*, le faisceau médian seul possède du liber primaire (Pl. VIII, fig. 3), tandis que les faisceaux latéraux en sont totalement dépourvus (Pl. VIII, fig. 4).

L'épaisseur du faisceau libérien primaire, qui d'ailleurs résulte presque exclusivement du nombre des éléments du liber est également variable suivant les genres. Elle est assez considérable dans les genres *Echium*, *Alkanna*, *Symphytum*, *Anchusa*. Dans ces genres, le nombre des éléments libériens primaires peut varier entre cinq et dix rangées. Dans les genres *Cerinthe*, *Cynoglossum*, il varie entre deux et trois ; enfin, dans les genres *Lycopsis*, *Myosotis*, le nombre des assises varie entre une et deux.

D'une façon générale, on peut remarquer que l'épaisseur des parois des éléments libériens primaires est en raison directe du nombre de ces éléments ; en effet, chez les genres que nous venons de citer comme ayant des faisceaux libériens primaires très épais, on trouve que les parois libériennes sont fort épaissies ; ceci s'observe particulièrement dans le genre *Echium*. Au contraire, les parois des éléments libériens restent très minces dans les genres *Lycopsis*, *Myosotis*, *Omphalodes*, *Asperugo*.

L'épaississement des parois ne présente pas, dans tous les genres, le même aspect. Tantôt, il est uniforme pour toute la paroi cellulaire, comme il est facile de l'observer chez les genres *Pulmonaria*, *Echium*, *Nonnea*, *Echinospermum*, tantôt il est spécialement localisé aux angles, comme dans le genre *Borrago*.

Dans le genre *Heliotropium* (fig. 22), les éléments libériens primaires sont répartis en un certain nombre d'îlots. Tous les îlots sont disposés suivant un arc qui mesure à peu près une demi-circonférence. Chacun d'eux est séparé de l'îlot voisin par des cellules de grande taille, à parois minces.

b) *Métaphloème*. — Dans la généralité des genres, le méta-

phloème se présente, dans le pétiole, sous la forme d'un arc situé entre le liber primaire, vers la face inférieure, et le liber secondaire, vers la face supérieure. Cet arc est bien développé dans les genres *Lithospermum*, *Echium*, *Cyno-*

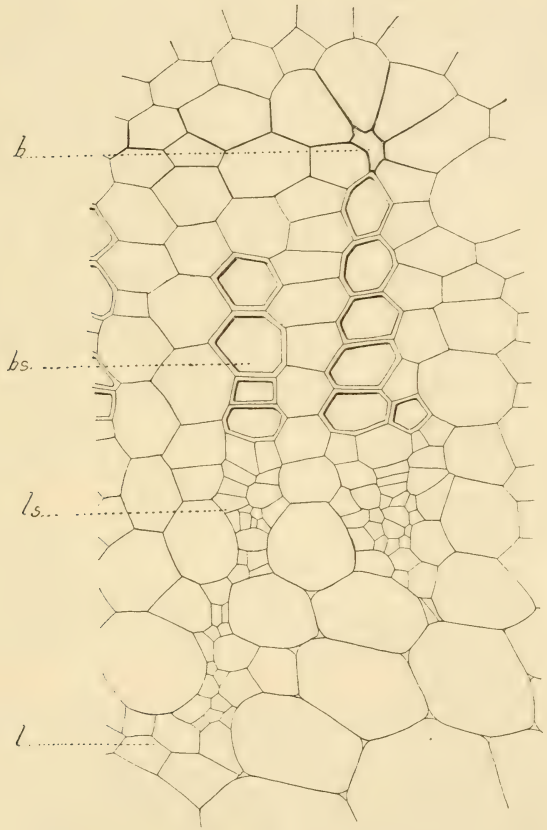


Fig. 22. — *Heliotropium europæum*. Pétiole : fragment du faisceau pétiolaire médian. — *l*, liber; *ls*, liber secondaire; *bs*, bois secondaire; *b*, bois primaire.

glossum, *Nonnea*. Chez certains genres il présente des variations d'épaisseur assez sensibles, étant très mince en certains points, et très épais en certains autres (*Anchusa*, *Pulmonaria*) (Pl.VIII, fig. 3); enfin, il présente des solutions de continuité dans le genre *Echinospermum*, ce qui lui donne l'aspect d'îlots disposés les uns à côté des autres.

Dans le genre *Heliotropium* (fig. 22), cette dernière disposition est particulièrement facile à observer, chaque îlot de métaphloème étant régulièrement situé à la face interne de chaque îlot de liber primaire.

c) *Liber secondaire.* — Les éléments du liber secondaire présentent à peu près partout le même aspect ; ils ne diffèrent que par leur nombre. Ils comprennent en moyenne quatre à cinq rangées d'éléments dans les genres *Echium*, *Heliotropium* et *Cynoglossum* ; c'est dans ces deux genres qu'ils atteignent leur maximum de développement. Viennent ensuite les genres *Lycopsis*, *Nonnea*, *Symphytum*, avec trois ou quatre assises d'éléments libériens secondaires ; les genres *Borrago*, *Lithospermum*, *Cerinthe*, *Anchusa* avec un maximum de trois rangées d'éléments ; les genres *Echinospermum*, *Omphalodes* (Pl. VII, fig. 2), *Pulmonaria* (Pl. VIII, fig. 3) dont les formations libériennes secondaires ne sont représentées que par une seule assise. Enfin, le liber secondaire peut faire totalement défaut, c'est ce que l'on observe dans les genres *Amsinkia*, *Myosotis*, *Asperugo*.

Ajoutons que dans le genre *Heliotropium* (fig. 22), les îlots de liber secondaire sont séparés par du tissu secondaire issu de la même assise génératrice. Les cellules de ce tissu sont de taille beaucoup plus grande que la moyenne des éléments libériens.

Bois. — Les faisceaux du bois sont de taille inégale et ne sont pas toujours disposés dans la tige, suivant un anneau régulier. L'anneau est d'autant plus régulier que les faisceaux sont plus rapprochés les uns des autres. Ils sont intimement soudés les uns aux autres dans les genres *Heliotropium*, *Echium*, *Echinospermum* : aussi, dans ce cas, les rayons médullaires ont-ils complètement disparu. Dans la majorité des genres, les faisceaux ligneux sont plus ou moins distincts les uns des autres, et sont alors reliés par une bande de sclérenchyme d'épaisseur variable, dont les éléments n'ont pas tous la même origine ; les uns ont une forme polyédrique et ne présentent pas, dans leur ensemble, d'orien-

tation spéciale; ce sont des cellules qui appartiennent aux rayons médullaires; les autres, de forme à peu près cubique, généralement de plus petite taille, sont disposés par files radiales très régulières; ils appartiennent sans contredit aux formations ligneuses secondaires de la tige.

On rencontre simultanément ces deux tissus (sclérenchyme médullaire et sclérenchyme secondaire) dans la plus grande partie des genres : dans les genres *Omphalodes* (Pl. VII, fig. 13), *Cerinthe*, *Lycopsis*, *Borrago*, *Nonnea* (Pl. VII, fig. 43), on trouve en moyenne une assise de sclérenchyme médullaire et environ cinq assises de sclérenchyme secondaire; dans les genres *Cynoglossum*, *Asperugo*, trois à quatre assises de sclérenchyme médullaire et une épaisseur variable de sclérenchyme secondaire. Dans d'autres genres, l'un des deux tissus fait absolument défaut : dans les genres *Pulmonaria* (fig. 21) et *Myosotis*, il existe uniquement entre les faisceaux ligneux trois ou quatre assises de sclérenchyme médullaire; dans les genres *Lithospermum*, *Alkanna*, *Amsinkia*, *Anchusa*, les faisceaux du bois sont reliés par du sclérenchyme entièrement secondaire formé de quatre à cinq assises.

Dans le genre *Symphytum* (fig. 18), on peut observer une disposition un peu particulière : entre certains faisceaux, le parenchyme des rayons médullaires reste entièrement cellulosique, conserve son aspect primitif, de sorte que les faisceaux en question sont bien isolés; en d'autres points on peut voir que certains faisceaux sont reliés par une assise de sclérenchyme médullaire, enfin, entre d'autres faisceaux peut apparaître en outre une ou deux assises de sclérenchyme secondaire; si bien que dans ces conditions, l'anneau ligneux est absolument discontinu et que les faisceaux sont reliés par des bandes de tissu très inégales comme épaisseur. Dans le sclérenchyme secondaire qui sépare les faisceaux, il est très rare de noter la présence de vaisseaux du bois; il n'y a guère que le genre *Nonnea* (Pl. III, fig. 4) qui présente cette particularité, et encore, les vaisseaux

en question sont-ils très peu nombreux à un même niveau dans la tige.

Le bois affecte donc de la sorte l'aspect d'un anneau d'épaisseur assez inégale. Cette épaisseur est assez considérable chez certains genres (*Alkanna*, *Echium*), très faible chez certains autres (*Omphalodes*, *Myosotis*, *Pulmonaria*).

a) *Bois primaire et métaxylème.* — Les éléments du bois primaire les plus internes sont, dans la généralité des cas, complètement déformés. Sous l'influence de la pression exercée par la croissance des tissus environnants, leur lumière s'est réduite, souvent même a complètement disparu. Chez quelques-uns, c'est la paroi elle-même qui disparaît, si bien qu'il ne subsiste absolument rien de ces vaisseaux primaires.

Dans certains genres, les vaisseaux de métaxylème sont de très gros calibre, et on remarque que leur nombre diminue quand leur taille augmente; dans ces mêmes genres, ils ont une forme cylindrique, et par conséquent leur coupe transversale est circulaire [*Symphytum* (fig. 18), *Anchusa*, *Nonnea* (fig. 4), *Asperugo*], ou bien leur forme est prismatique, et par conséquent leur coupe transversale est polygonale (*Lycopsis*, *Cerinthe*, *Borrago*). Le tissu qui entoure les éléments du bois primaire et du métaxylème est toujours cellulosique; il appartient en partie à la zone périmédullaire qui présente, suivant les différents genres, quelques variations de structure. Dans la généralité des cas, les cellules de cette zone n'ont pas d'orientation particulière; leurs parois sont presque toujours très minces [*Pulmonaria* (fig. 21)]; elles sont un peu épaissies dans les genres *Symphytum* (fig. 18), *Alkanna*, *Nonnea* (fig. 4), très épaissies dans le genre *Echium*. Dans quelques cas, les cellules du tissu conjonctif qui sépare les vaisseaux primaires et le métaxylème sont disposées en files radiales très nettes, [*Heliotropium* (fig. 19), *Lithospermum*].

Le développement du bois primaire, du métaxylème et de la zone périmédullaire n'est pas le même, sur une même

tige, suivant les différents faisceaux. Cette inégalité de développement est surtout remarquable sur une coupe de tige de *Pulmonaria*. Dans cet exemple, il est facile d'observer une différenciation un peu spéciale de la zone périmédullaire. Cette dernière forme un îlot cellulosique autour du bois primaire et du métaxylème comme c'est le cas général ; mais, de part et d'autre de cet îlot, et contre la partie profonde du bois secondaire, elle épaissit et sclérifie ses parois quelquefois incomplètement, et forme, au faisceau ligneux, une sorte de gaine qui va se confondre avec le sclérenchyme de l'intervalle des faisceaux.

b) *Bois secondaire*. — Dans tous les genres, le bois secondaire comprend, comme toujours, des vaisseaux et du sclérenchyme. En général, le nombre des vaisseaux de bois secondaire est plus grand dans la région centrale de chaque faisceau, que dans la région périphérique. Pour chaque faisceau, les vaisseaux du bois peuvent être répartis d'une façon très irrégulière au milieu du sclérenchyme [*Asperugo*, *Lycopsis*, *Pulmonaria* (fig. 21), *Nonnea* (Pl. VII, fig. 4)] ; le plus souvent, ils sont disposés dans ce sclérenchyme en files radiales plus ou moins régulières. Les vaisseaux sont presque toujours de gros calibre, les genres *Alkanna*, *Omphalodes*, *Myosotis* font exception à cette règle. Quant au sclérenchyme, il n'offre rien de bien particulier ; cependant, dans le genre *Cynoglossum*, ses cellules présentent une dimension beaucoup plus grande que dans tous les autres genres.

Bois du rhizome. — Nous avons déjà vu que dans le rhizome du *Symphytum tuberosum* (Pl. VIII, fig. 2), les faisceaux libéro-ligneux étaient extrêmement petits, proportionnellement au diamètre du rhizome. Dans chaque faisceau ligneux, on distingue facilement un ou plusieurs vaisseaux de bois primaire, quelques vaisseaux de métaxylème, et un ou plusieurs vaisseaux de bois secondaire. Tous ces vaisseaux sont à section polygonale.

Dans le genre *Pulmonaria*, la zone périmédullaire forme un anneau à peu près continu, les parois de ses éléments

sont un peu épaissies. On voit assez distinctement le bois primaire qui conserve son aspect normal, et subit des déformations beaucoup moindres que celui de la tige. Le métaxylème présente, ainsi que le bois secondaire, un épaississement considérable de la paroi de ses vaisseaux. Ces derniers, de forme cylindrique, ont des parois beaucoup plus épaisses que dans la tige. On ne distingue le bois secondaire du métaxylème que par l'orientation des éléments qui est radiale pour le premier, et quelconque pour le second. Le tissu qui sépare les unes des autres les files de bois secondaire reste toujours cellulosique.

Dans le rhizome d'*Omphalodes verna*, les faisceaux sont réunis par une bande de sclérenchyme, ce qui forme un anneau continu. Vers la région profonde de chaque faisceau existe un îlot souvent extrêmement petit, dans lequel on peut distinguer du tissu médullaire à petites cellules et des éléments de protoxylème et de métaxylème en très petit nombre. Le bois secondaire prend un grand développement, il est formé de files radiales de vaisseaux et de sclérenchyme.

Bois du pétiole. — Nous retrouvons, dans le pétiole, vers la région centrale de l'arc vasculaire, le tissu de la zone périmédullaire avec les caractères qu'il présente dans la tige.

Toutefois, l'épaississement des parois cellulaires n'a pas toujours lieu chez les mêmes genres.

Dans la majorité des cas, cet épaississement ne se produit pas ; on peut l'observer, cependant, dans les genres *Anchusa*, *Alkanna*, *Nonnea*, *Lithospermum*, *Pulmonaria* (Pl. VIII, fig. 3), *Echium*. Dans ces trois derniers genres, notamment, il est très considérable.

Dans ce tissu, il est facile de voir, comme dans la tige, certains des éléments du bois primaire extrêmement déformés, et présentant, fréquemment, une obturation complète de leur cavité.

Le métaxylème est formé d'éléments dont le nombre n'est pas très élevé ; ce sont des vaisseaux présentant à peu près

le même calibre, et disposés en une rangée dont l'orientation en arc de cercle correspond à la courbure du faisceau; tous les vaisseaux de la rangée sont régulièrement espacés, séparés les uns des autres par le tissu périmédullaire. C'est là la disposition que présentent tous les genres.

Dans les genres *Anchusa*, *Borrago*, *Symphytum*, les vaisseaux de métaxylème sont de très gros calibre.

Dans les genres *Echium*, *Asperugo*, *Lycopsis*, ces mêmes vaisseaux peuvent subir des déformations considérables.

Le bois secondaire est constitué, typiquement, par plusieurs files de vaisseaux d'égal calibre, séparées par du parenchyme cellulosique. Chaque file comprend deux à trois vaisseaux (*Cerinthe*), trois ou quatre vaisseaux (*Echinospermum*, *Lithospermum*, *Lycopsis*), quatre à cinq vaisseaux (*Alkanna*).

Dans quelques cas, la différenciation des vaisseaux, au lieu de se faire suivant des files bien distinctes, se fait d'une façon très irrégulière aux dépens du méristème secondaire issu de l'assise génératrice. Il en résulte la formation de files de vaisseaux interrompues de place en place par du tissu cellulosique, ou mieux d'une agglomération de vaisseaux disposés sans ordre apparent [*Symphytum*, *Pulmonaria* (Pl. VIII, fig. 3), *Cynoglossum*].

Dans les genres *Omphalodes* et *Asperugo*, le système ligneux secondaire possède une structure un peu spéciale : le bois secondaire comprend une zone interne et une zone externe; la zone interne est formée de files régulières de vaisseaux séparées les unes des autres par du tissu cellulosique; la zone externe comprend un plus grand nombre de files de vaisseaux, et le tissu qui sépare ces dernières est du sclérenchyme. Le calibre des vaisseaux de la zone interne est plus considérable que celui des vaisseaux de la zone externe.

Dans le genre *Heliotropium* (fig. 22), tous les éléments du bois sont disposés suivant des files régulières, et ces files sont soit isolées, soit associées par deux. A la pointe de cha-

cune d'elles se trouve le bois primaire et les éléments se succèdent ensuite par ordre d'apparition; dans ces conditions, la distinction entre le métaxylème et le bois secondaire est très difficile à faire.

Moelle. — Nous aurons peu de choses à dire de la moelle; nous avons eu occasion de parler, à propos des faisceaux du bois, de la zone périmédullaire, et des rayons médullaires. La région médullaire proprement dite se distingue par la taille de ses cellules qui sont arrondies en coupe transversale, et qui laissent entre elles de nombreux méats triangulaires. Dans la généralité des cas, les parois de ces cellules restent minces. Cependant, elles s'épaississent quelquefois et on observe notamment dans le *Cynoglossum officinale* une sclérification totale de la moelle. Dans une autre espèce, le *Lithospermum fruticosum*, la sclérification de la moelle, au lieu d'être totale, n'est que partielle; et alors on peut voir au milieu du parenchyme médullaire, un ou plusieurs petits îlots de sclérenchyme, en des régions absolument quelconques, et formés tantôt d'une, tantôt de plusieurs cellules dont les parois se sont différenciées.

Dans beaucoup de genres, notamment dans les genres *Symphytum*, *Anchusa*, *Onosma*, *Nonnea*, les cellules de la région médullaire centrale se détruisent, et il en résulte une assez grande lacune qui occupe suivant son axe la tige dans une grande partie de sa hauteur.

STRUCTURE COMPARÉE DE LA TIGE ET DE LA RACINE

D'après ce qui précède, la racine et la tige présentent des types de structure bien différents. Mais, si nous prenons comme terme de comparaison une jeune tige, et que nous la coupions un peu au-dessus du collet, nous verrons que sa structure possède certains rapports avec celle de la racine. Sur une coupe de jeune *Cynoglossum officinale* (fig. 23), faite à ce niveau, nous constatons dans le parenchyme médullaire normal de la tige deux groupes de cellules (*pb*) dont

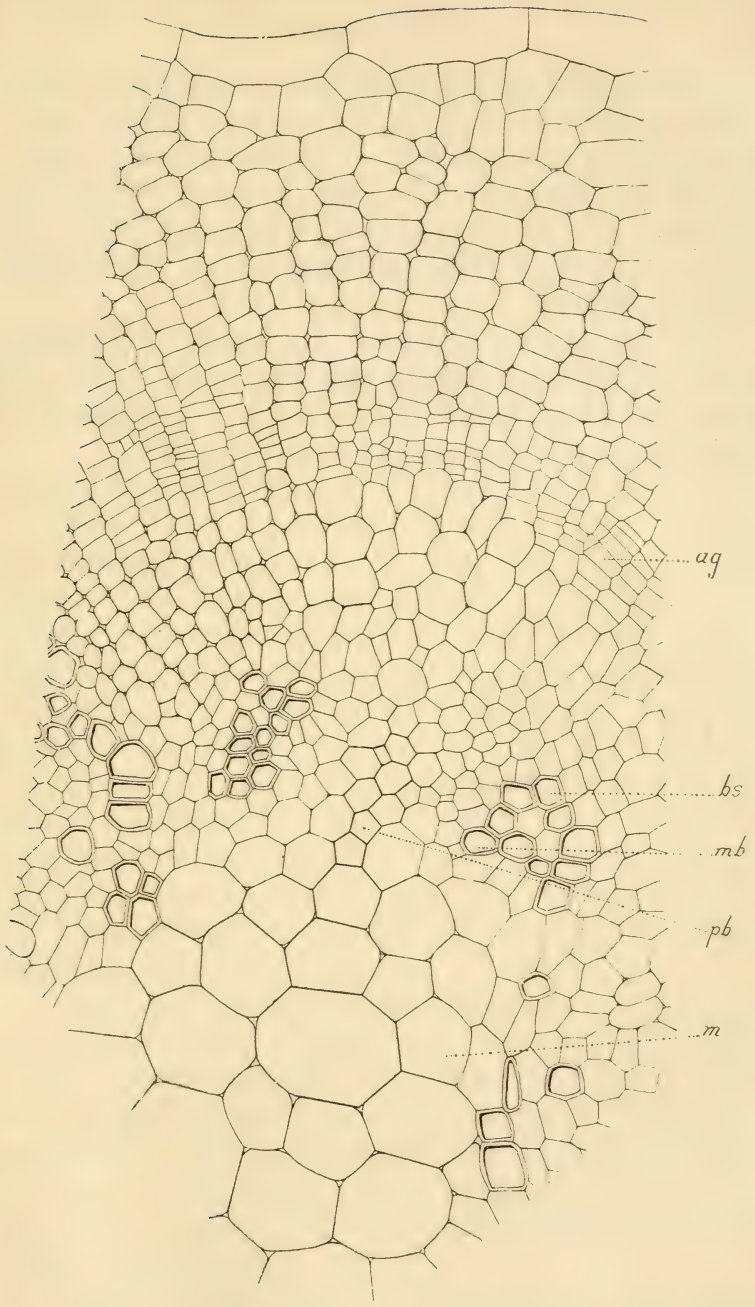


Fig. 23. — *Cynoglossum officinale*. Coupe de jeune tige près du collet. — *ag*, assise génératrice; *bs*, bois secondaire; *mb*, métaxylème; *pb*, parenchyme dont les éléments sont orientés dans le sens du bois de la racine; *m*, moelle.

les plus internes ont l'orientation et la forme des vaisseaux ligneux de la racine; si ces deux groupes étaient lignifiés, nous aurions une structure de racine, typique. De part et d'autre, le métaxylème s'est déjà passablement développé, et, abstraction faite alors des deux groupes dont nous venons de parler, la structure du cylindre central serait franchement superposée.

Sans aucun doute ces deux groupes sont dans le prolongement des éléments ligneux primaires de la racine. Nous avons donc là un dernier vestige de la structure alterne de la racine, dans la structure superposée de la tige.

CHAPITRE III

§ 1. — Feuille : Morphologie externe.

D'une façon générale, on peut dire que les feuilles des Borraginées affectent une forme lancéolée ; pour des raisons que nous expliquerons plus loin, nous choisirons comme type de feuille, pour chaque espèce, l'une de celles qui se développent à la base de la tige. Tout échantillon choisi dans ces conditions nous permettra d'observer la disposition morphologique suivante : le pétiole étroit au voisinage de la base s'élargit faiblement à partir d'un certain niveau ; cet élargissement continue progressivement pendant une certaine hauteur, si bien que l'on passe insensiblement du pétiole au limbe ; il est même impossible d'établir entre eux une limite rigoureusement exacte ; de cette disposition résulte nécessairement la forme lancéolée que nous avons indiquée au début de cette étude.

Le pétiole est canaliculé, c'est-à-dire creusé d'une gouttière dans le sens de sa longueur, à sa face supérieure. Dans certains cas (*Heliotropium currassavicum*), cette face supérieure devient entièrement plane. Le pétiole est le plus généralement ailé, c'est-à-dire pourvu d'expansions foliacées disposées latéralement, et de largeur souvent minime. Cependant, les ailes du pétiole font totalement défaut dans le genre *Heliotropium*.

La largeur du limbe est variable suivant les genres, et selon les variations en largeur, la feuille est plus ou moins lancéolée. Elle est très lancéolée dans les genres *Symphy-*

tum, *Anchusa*, *Borrago*, *Cynoglossum*, dans *Omphalodes verna*. Elle est moyennement lancéolée dans *Pulmonaria officinalis* (Pl. V, fig. 2), *Eritrichium nanum*, *Lithospermum purpureo-cæruleum*, enfin très peu lancéolée dans les autres genres.

Si l'on compare, dans une même espèce, les différentes feuilles d'un même échantillon, on peut voir qu'elles présentent des variations de forme extrêmement nettes. En remontant la tige depuis la base, on peut voir que les feuilles changent insensiblement de forme : le pétiole commence par diminuer de longueur, puis disparaît petit à petit, si bien que la feuille du sommet de la tige s'y insère directement par son limbe.

Mais nous avons déjà noté, à propos de la morphologie externe de la tige, la présence, sur cette même tige, de cannelures longitudinales; nous avons même remarqué que ces cannelures étaient dans le prolongement du bord libre de chacune des feuilles, nous en avons conclu que les feuilles étaient décurrentes, ce qui a été confirmé par l'étude anatomique de la tige.

En résumé chaque espèce comprend des feuilles de deux sortes, les unes entièrement libres, les autres plus ou moins décurrentes.

Les feuilles du genre *Heliotropium* font exception à cette règle générale, attendu que les feuilles même du sommet de la tige sont longuement pétiolées.

L'épaisseur du limbe de la feuille est assez variable ; toutefois, on ne peut se faire une idée exacte de l'épaisseur comparée des différents limbes que sur des coupes microscopiques. Nous nous en occuperons donc à propos de la morphologie interne de la feuille.

§ 2. — Feuille : Morphologie interne.

Nous avons eu occasion d'étudier, en même temps que celle de la tige, la structure anatomique du pétiole des Bor-

raginées. Nous bornerons donc notre étude au limbe de la feuille.

Nous connaissons déjà la structure des faisceaux de ce limbe : elle est la même que celle des faisceaux du pétiole, à cela près que le nombre des éléments qui constituent chaque faisceau va en diminuant progressivement jusqu'à l'extrémité des nervures de la feuille.

Épiderme. — 1° *Épiderme supérieur.* — Les cellules de l'épiderme sont pourvues d'une paroi externe en général peu épaisse, peu cutinisée. Dans les genres *Cerinthe*, *Alkanna*, *Lithospermum*, la cuticule présente une épaisseur assez considérable, et elle atteint son maximum dans la feuille de *Lithospermum fruticosum* (fig. 24). Au milieu des cellules de l'épiderme, se trouvent les mêmes poils que nous avons déjà étudiés à propos de la tige. La forme de ces cellules épidermiques peut être ramenée à deux types principaux : dans un premier groupe qui est représenté par la majorité des genres, les cellules présentent des contours sinueux extrêmement découpés, les sinuosités étant de forme et de taille très variable (*Omphalodes*, fig. 25) ; dans les genres *Amsinkia*, *Nonnea*, *Echium*, *Borrago*, *Lycopsis* (fig. 26), *Heliotropium*, *Erytrichium*, *Pulmonaria*, les cloisons des cellules épidermiques sont rectilignes ou légèrement courbes et chaque cellule affectant, dans son ensemble, la forme d'un prisme plus ou moins régulier.

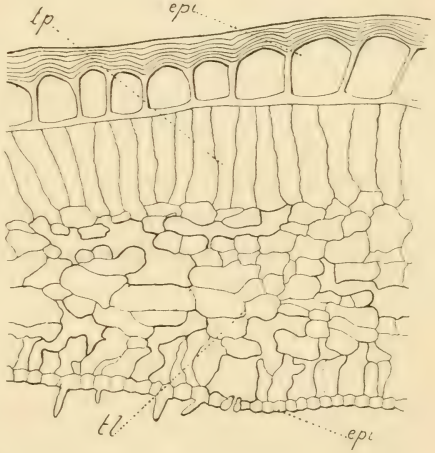


Fig. 24. — *Lithospermum fruticosum.* Coupe de feuille. — *épi*, épiderme; *lp*, tissu en palissade; *tl*, tissu lacuneux.

Les stomates sont en nombre assez variable suivant les

genres. Ils sont nombreux à la face supérieure des feuilles de *Amsinkia*, *Omphalodes* (fig. 25), *Lycopsis*, *Echinospermum*, *Borrago* (fig. 26), *Heliotropium*. Dans ce dernier genre en particulier, le nombre des stomates est énorme. Chez les autres genres, le nombre en est beaucoup moins considérable.

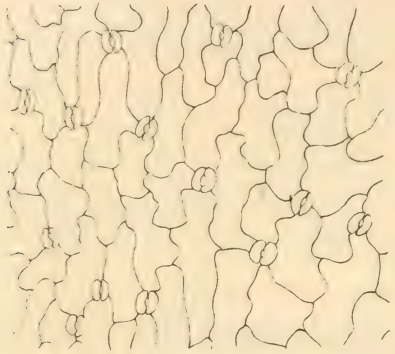


Fig. 25. — *Omphalodes linifolia*. Épiderme supérieur de la feuille.

2° *Épiderme inférieur*. — Les cellules de l'épiderme inférieur de la feuille présentent, à peu de différences près les mêmes caractères que celles de l'épiderme supérieur. Notons cependant que les contours des cellules sont à peu près toujours sinueux. Cependant, dans le genre *Eritrichium*, les cloisons latérales sont planes et les cellules affectent alors une forme prismatique. En outre, ces dernières ont en général une taille un peu plus réduite que celles de l'épiderme supérieur.

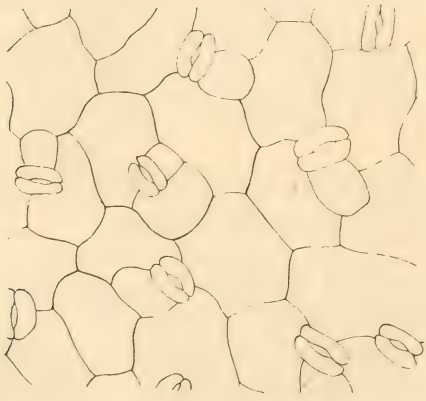


Fig. 26. — *Borrago officinalis*. Épiderme supérieur de la feuille.

Suivant la règle générale, le nombre de stomates est plus considérable qu'à la face supérieure de la feuille; cependant, dans les genres *Lithospermum*, *Lycopsis*, il existe à ce point de vue entre les deux faces très peu de différence.

Une particularité que l'on rencontre dans l'épiderme inférieur de *Pulmonaria* et de *Lithospermum purpureo-cæru-*

leum (fig. 27), mérite d'être signalée. Dans ces exemples, les contours des cellules sont sinueux, mais ces sinuosités ne sont pas à proprement parler des lignes courbes, ce sont plutôt des lignes brisées; en conséquence, chaque cellule comprend un certain nombre d'angles dont les uns sont en saillie et les autres rentrants. Lorsqu'on examine la paroi cellulaire interne au niveau de ces derniers, on remarque qu'elle est, à cet endroit même, le siège d'un petit épaississement en relief qui affecte toujours à peu près la même forme. Dans ces conditions, il existe en moyenne, pour chaque cellule, une demi-douzaine de petits épaississements de cette nature.

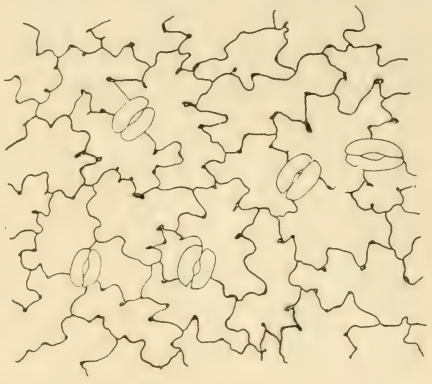


Fig. 27. — *Lithospermum purpureo-cœruleum*. Épiderme inférieur de la feuille.

Mésophylle. — 1° *Tissu en palissade.* — Le tissu en palissade occupe, possède dans la moitié des cas un développement égal à celui du tissu lacuneux. Dans les genres *Eritrichium*, *Cerinthe*, *Omphalodes*, *Nonnea*, *Cynoglossum*, il occupe seulement le tiers du mésophylle ; enfin, dans les genres *Borrago* et *Symphytum*, il en occupe seulement le quart.

Les cellules palissadiques sont en général disposées en une seule assise ; cependant, on peut les observer en deux assises superposées dans les genres *Amsinkia*, *Myosotis*, *Echinospermum*, *Pulmonaria*, *Echium*. Ces deux assises offrent en général le même aspect; notons que dans le genre *Echinospermum*, l'assise la plus interne fait très souvent défaut au niveau des nervures, et que, dans le genre *Pulmonaria* cette même assise interne comprend des lacunes énormes, en même temps que ses cellules sont moins allongées que les plus externes ; elle forme donc ici un tissu de

transition entre le tissu palissadique et le tissu lacuneux.

Les dimensions des cellules en palissade sont assez variables; ces dernières sont très allongées dans les genres *Heliotropium*, *Lycopsis*, *Anchusa*, où leur hauteur est huit fois égale à leur largeur. Cette hauteur diminue un peu dans les genres *Echium* et *Pulmonaria* où elle égale environ six fois la largeur.

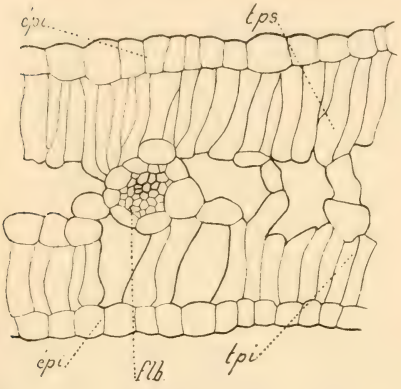


Fig. 28. — *Cerinthe aspera*. Coupe de feuille. — *épi*, épiderme; *tps*, tissu palissadique supérieur; *flb*, faisceau libéro-ligneux; *tpi*, tissu palissadique inférieur.

Ce rapport diminue dans les proportions de quatre à un chez les genres *Cerinthe* (fig. 28), *Omphalodes*, *Amsinkia*, de trois à un chez les genres *Echinospermum*, *Lithospermum*, *Eritrichium*, de deux à un chez les genres *Borrago*, *Cynoglossum*, *Myosotis*. Notons en dernier lieu que, dans le genre *Symphytum*, les cellules en palissade sont à peu près aussi hautes que larges, affectant alors une forme à peu près cubique.

2° *Tissu lacuneux*. — Le tissu lacuneux ne présente dans les feuilles de Borraginées aucun caractère particulier. Nous avons déjà vu qu'il présentait une épaisseur assez variable, comparativement au tissu en palissade. Il est en général formé de quatre à huit assises de cellules, assez peu régulières quoique présentant à peu près toutes la même taille.

Les lacunes que l'on rencontre entre ces cellules sont également de grandeur variable et, dans certains genres (*Pulmonaria*, *Amsinkia*), communiquent largement avec celles du tissu palissadique de la face supérieure.

C'est dans la région supérieure de ce tissu lacuneux que les petites nervures parcourent le limbe de la feuille.

3° *Tissu palissadique inférieur*. — Pour faire l'étude complète du mésophylle, il est nécessaire de dire quelques mots

d'un tissu qui fait défaut dans la plupart des genres, mais que l'on rencontre tout de même plus ou moins bien développé dans quelques cas ; c'est le tissu palissadique inférieur. Si nous examinons, par exemple, la partie inférieure du mésophylle dans la feuille du *Lycopsis arvensis*, nous voyons qu'elle est constituée par des cellules légèrement allongées perpendiculairement à la surface de la feuille, assez riches en corps chlorophylliens, et laissant entre elles de nombreuses lacunes ; l'orientation de ces cellules n'est pas toujours régulière, mais on ne peut guère nier qu'elles n'aient pas un grand nombre de caractères des cellules en palissade. C'est donc un tissu en palissade imparfait, puisqu'il présente en même temps un certain nombre des caractères du tissu lacuneux. Dans les feuilles d'*Asperugo*, on rencontre ce même tissu en palissade, plus net que dans le cas précédent. Les cellules qui le composent sont malgré tout moitié moins hautes que celles du tissu de la partie supérieure du mésophylle ; il en est de même dans la feuille d'*Heliotropium*.

Enfin, dans les genres *Cerinthe* (fig. 28), *Omphalodes*, le tissu palissadique inférieur présente à peu près les mêmes caractères et les mêmes dimensions que le tissu palissadique inférieur. La seule différence que l'on puisse noter est la présence un peu plus fréquente de lacunes, dans le tissu inférieur.

L'épaisseur du limbe de la feuille varie entre certaines limites, mais ne dépasse pas en général un demi-millimètre. Le minimum d'épaisseur se rencontre dans les genres *Symphytum*, *Cerinthe*, *Eritrichium* où il dépasse à peine un dixième de millimètre ; il atteint un huitième de millimètre d'épaisseur dans le *Lithospermum purpureo-cæruleum*, un sixième dans *Alkanna*, *Echium*, *Cynoglossum*, un cinquième dans *Amsinkia*, *Echinospermum*, *Heliotropium europæum*, de un cinquième à un quart dans *Myosotis*, *Omphalodes*, *Asperugo*, un tiers dans *Nonnea*, presque un demi dans *Borrago*, un demi dans *Pulmonaria*, *Lycopsis*, un peu plus d'un demi dans *Heliotropium curassavicum*.

CHAPITRE IV

GERMINATION.

Dans la famille des Borraginées, la germination présente pour chaque genre des caractères à peu près identiques, que l'on s'adresse soit à la morphologie externe, soit à la structure anatomique. Nous allons donc, dans deux paragraphes successifs, étudier d'abord les caractères morphologiques avec les quelques variations qu'ils peuvent présenter, en passant d'un genre à un autre ; nous terminerons par l'étude anatomique d'un type bien net dont nous comparerons les caractères à ceux des autres genres.

§ 1. — Germination : Morphologie externe.

La germination est, dans tous les cas, épigée. Au bout d'un temps, qui varie en général entre quinze jours et trois semaines, on voit sortir de terre un petit organe recourbé en crosse qui n'est autre que l'axe hypocotylé. Cet axe ne tarde pas à s'allonger davantage, et, en même temps qu'il s'allonge, se redresse de manière à devenir rectiligne. Les cotylédons commencent alors à devenir nettement distincts et, primitivement appliqués l'un sur l'autre par leurs faces supérieures, ils s'épanouissent, se séparent, s'enrichissent de chlorophylle et acquièrent leur forme définitive. Jusqu'au moment de leur complet épanouissement, ils sont encore enfermés l'un et l'autre dans le tégument du fruit, incomplètement, il est vrai, car leurs dimensions sont devenues rapidement supérieures aux diamètres du fruit. Ce tégument est donc soulevé de terre par l'accroissement en lon-

gueur de la tigelle; il recouvre pendant quelque temps encore les deux cotylédons et parfois même subsiste plus ou moins longtemps à la partie terminale de l'une des feuilles cotylédonaires après complet épanouissement.

Dans certains cas, la germination ne s'opère pas d'une manière aussi simple : c'est ce que nous pourrons observer dans *Omphalodes verna* et dans *Pulmonaria officinalis*.

La première de ces deux plantes est cultivée par certains horticulteurs comme plante de jardin. Or, ces derniers ont complètement renoncé à la reproduire par semis, car les graines ne germaient pas; ils ont recours à la multiplication par boutures. Chez la Pulmonaire officinale, on constate un fait de nature identique : après avoir fait des semis de cette plante à plusieurs reprises, j'ai toujours remarqué que la germination n'avait pas lieu. Que faut-il en conclure? Ce fait m'a semblé pouvoir être rapproché d'un fait étudié récemment (1), et qui est relatif à la germination des graines d'Orchidées. Ces graines ne germent pas dans tous les terrains, mais seulement dans le sol où végètent les pieds dont elles proviennent : leur développement est lié à la présence d'un champignon (*Fusarium*) dans ce même sol. J'ai pensé qu'il pouvait en être de même pour le développement de la graine de *Pulmonaria*; et en cherchant avec soin dans une station où cette plante se trouvait en grande abondance, j'ai fini par trouver une jeune plantule que j'ai pu déterminer sans peine comme une plantule de *Pulmonaria* : le tégument du fruit recouvrait encore l'extrémité de l'un des deux cotylédons. Il semble donc que l'on puisse tirer, au sujet de la germination de cette plante, les mêmes conclusions que pour celle des Orchidées.

Il est difficile de donner la dimension exacte de l'axe hypocotylé. En effet, suivant les conditions de milieu, sa longueur varie d'une façon assez sensible. Dans tous les cas, elle est rarement inférieure à $1^{cm},5$, et rarement

(1) N. Bernard, *Rev. gén. de Bot.*, t. XIV, 1902.

supérieure à 3 centimètres. L'axe hypocotylé est généralement dépourvu de poils ; il est recouvert dans le genre *Symphytum* de petits poils extrêmement fins, à peine visibles à l'œil nu.

En général, les cotylédons sont semblables et de même dimension l'un que l'autre ; dans certains cas, leur développement est un peu inégal (*Pulmonaria*). La forme des cotylédons est le plus souvent, en petit, la même que celle des feuilles de la base de la tige. Cependant, dans le genre *Amsinkia* (Pl. V, fig. 7) on observe une dérogation à cette règle ; chacune des deux feuilles cotylédonaires est formée de deux lobes égaux, chacun d'eux étant suffisamment aminci à sa base pour simuler un pétiole. Chez les autres genres, la forme est lancéolée (*Symphytum*, *Cynoglossum*) arrondie (*Myosotis*, *Omphalodes*, *Lithospermum*) et le plus souvent ovale (*Borrago*, *Nonnea*, *Cerinthe*, *Echinospermum*, *Anchusa*, *Echium* (Pl. V, fig. 6), *Pulmonaria*). La présence ou l'absence du pétiole cotylédonaire constitue également un caractère différentiel des divers genres ; ainsi, ce dernier est de longueur appréciable dans les genres *Symphytum*, *Lithospermum* et *Pulmonaria* ; il est de longueur un peu moindre dans *Cynoglossum* (Pl. V, fig. 5), et extrêmement court dans la plupart des genres ; on constate même dans les genres *Nonnea*, *Lycopsis* et *Anchusa*, l'absence du pétiole cotylédonaire.

La présence de poils n'est pas constante chez tous les genres. Ainsi, les cotylédons de *Cerinthe* et d'*Omphalodes* en sont complètement dépourvus ; ceux de *Symphytum*, *Echium*, *Lithospermum*, *Amsinkia*, *Lycopsis* en sont garnis sur leur face supérieure seulement ; ceux de *Borrago*, *Echinospermum* et *Anchusa* en possèdent non seulement sur leur face supérieure, mais encore sur leurs bords ; les poils y sont disposés suivant une ligne très régulière ; enfin, dans les genres *Nonnea* et *Myosotis*, les feuilles cotylédonaires sont pourvues de poils sur leurs deux faces.

La nervation des feuilles cotylédonaires est toujours

très simple : dans le genre *Echinospermum*, elle se réduit à une seule nervure à peine visible ; dans la plupart des genres, de cette nervure médiane partent des ramifications latérales qui dans certains cas anastomosent leurs ramuscules terminaux au voisinage du bord de la feuille (*Anchusa*, *Lycopsis*) dans d'autres cas, se continuent le long du bord libre de la feuille pour aller s'anastomoser, par leurs ramuscules terminaux avec ceux de la nervure médiane à l'extrémité de la feuille (*Lithospermum, Echium*, *Myosotis*, *Cynoglossum*, *Borrago*).

L'apparition des radicelles sur la racine est en général à peu près contemporaine de l'apparition des premières feuilles de l'axe épicotylé.

§ 2. — Germination : Morphologie interne.

Pour l'étude anatomique de la germination, nous allons prendre comme type une plantule d'*Anchusa*. Nous comparerons ensuite aux coupes pratiquées dans cette plantule des coupes faites dans des plantules du même âge et développées dans les mêmes conditions, appartenant aux autres genres de la même famille.

Racine. — Nous avons déjà parlé de la racine, à propos de l'étude de la structure primaire. Il est donc inutile d'y revenir, d'autant que la structure de la jeune racine est à peu près identiquement la même pour tous les genres.

Axe hypocotylé. — 1° *Épiderme.* — Examinons maintenant quelques coupes faites dans l'axe hypocotylé.

L'épiderme présente à peu près les mêmes caractères dans toute son étendue. Il est formé de petites cellules à parois minces, très régulièrement disposées et très régulières. Les poils épidermiques sont assez peu nombreux ; leur nombre augmente, cependant, au voisinage de l'insertion des feuilles cotylédonaires, et atteint son maximum dans le genre *Heliotropium*.

2° *Écorce.* — L'écorce présente également peu de

caractères bien remarquables. Son épaisseur est sensiblement la même dans tous les genres et augmente brusquement, dans la région du collet, en passant de la racine à l'axe hypocotylé. Les cellules dont elle est formée sont polyédriques et très régulières. L'endoderme ne présente rien de particulier.

3° *Cylindre central.* — Le cylindre central ne possède pas la même forme suivant les différents niveaux auxquels on l'observe. Arrondi jusqu'au milieu de la hauteur de l'axe hypocotylé, il prend, à partir de ce niveau, un contour ovale qui s'accentue au fur et à mesure que l'on s'approche des cotylédons. Le grand axe de cette ellipse passe par les deux faisceaux du bois. Cette disposition s'observe dans presque tous les genres.

Dans le genre *Myosotis*, cependant, le cylindre central est cylindrique dans toute sa hauteur, et dans le genre *Heliotropium*, le grand axe de l'ellipse passe, non plus par les deux faisceaux du bois, mais par les deux faisceaux du liber.

Bois primaire. — La structure binaire de la racine se poursuit quelque temps encore dans l'axe hypocotylé. Sur une coupe passant par le collet, nous voyons les deux faisceaux de bois primaire réunis par leur région centrale, formant ce que nous appellerons la lame vasculaire ligneuse primaire. Cette lame vasculaire ligneuse (*b*, Pl. VIII, fig. 1) renferme en son milieu un ou deux vaisseaux de très gros calibre; ses deux extrémités comprennent une file de vaisseaux de plus en plus petits au fur et à mesure que l'on se rapproche du péricycle. Les rayons médullaires réunis par paire séparent la lame ligneuse du liber et sont, à ce niveau, entièrement cellulosiques.

A un niveau un peu plus élevé, c'est-à-dire environ vers le quart de la hauteur de l'axe hypocotylé, l'aspect n'est plus le même. Les vaisseaux de bois qui présentent le plus petit calibre, c'est-à-dire ceux qui sont les plus extérieurs ne sont plus différenciés : la lame ligneuse est donc réduite

à une file de gros vaisseaux, séparée du péricycle par de petits vaisseaux non différenciés. En outre les cellules des rayons médullaires qui avoisinent la région centrale prennent un grand développement et atteignent à peu près la taille des plus gros vaisseaux de bois ; celles au contraire qui sont situées à la face interne du liber, au lieu de croître en dimensions, croissent en nombre ; la région médullaire intralibérienne est donc représentée par un méristème qui est le siège d'un cloisonnement très actif, et dont les cloisons sont situées dans le sens tangentiel.

Une coupe faite au milieu de l'axe hypocotylé nous offre l'aspect suivant (Pl. IX, fig. 3) : les plus petits vaisseaux de bois primaire non seulement ne sont plus différenciés, mais encore sont complètement déformés. Les plus gros vaisseaux primaires ont conservé leur forme, mais ont diminué de taille. En outre les cellules médullaires juxta-ligneuses dont les dimensions s'étaient déjà fortement accrues, commencent à lignifier leurs parois : telle est la première apparition du métaxylème. Il en résulte que tout en ayant encore à ce moment une structure de racine, on pourrait cependant, à la rigueur, interpréter cette structure comme structure de tige si l'on ne tenait pas compte du développement : en effet, ce qui saute aux yeux au premier abord, c'est cet anneau de bois (*b*) et de métaxylème (*m b*) situé à l'intérieur d'un anneau de liber (*l*) et séparé de ce dernier par du méristème.

Avant d'étudier la structure à un niveau plus élevé, il importe de comparer, au point de vue du développement, la moelle que nous voyions à la base, et celle que nous pouvons observer maintenant. En les comparant l'une à l'autre, nous voyons que, non seulement elles ne sont pas situées dans le prolongement l'une de l'autre, mais encore que l'une est apparue en tant que moelle, alors que l'autre a complètement disparu en qualité de tissu non différencié. En effet, la moelle que nous avons étudiée dans la région du collet s'est différenciée au milieu de l'axe hypocotylé en méristème

générateur et métaxylème : d'où disparition complète en tant que moelle. Vers ce même niveau, une partie du bois primaire se prolonge par du tissu non différencié qui va prendre une extension de plus en plus considérable au fur et à mesure que l'on s'élève; cette moelle a donc pour origine le bois primaire.

Vers les trois quarts de la hauteur de l'axe hypocotylé (Pl. IX, fig. 4), nous voyons au centre une moelle bien nette contenant dans ses deux régions extrêmes les derniers vestiges de vaisseaux de bois primaire complètement déformés. De chaque côté de ces vaisseaux un îlot de bois primaire et de métaxylème *mb)* situé à la face interne du liber. Ce bois et le liber correspondant forment à la vérité un réel faisceau libéro-ligneux. On voit de la sorte quatre faisceaux libéro-ligneux qui s'agencent par paire pour former les deux faisceaux cotylédonaires. Ces derniers, formés ainsi de deux demi-faisceaux, possèdent pendant longtemps un sillon médian qui permet de délimiter chacun des faisceaux qui les a formés.

En résumé, voici ce que nous avons constaté du collet au sommet de l'axe hypocotylé.

1° Structure de racine, lame ligneuse, rayons médullaires cellulosiques (Pl. IX, fig. 1).

2° Les cellules médullaires juxta-ligneuses s'accroissent, et les cellules médullaires juxta-libériennes se cloisonnent (P. IX, fig. 2).

3° Les plus petits des vaisseaux primaires ne sont plus différenciés. Les cellules médullaires juxta-ligneuses se différencient en métaxylème (Pl. IX, fig. 3).

4° Une partie du bois primaire qui n'est plus différencié se déforme dans un parenchyme cellulosique. Les vaisseaux du bois se groupent en quatre îlots (Pl. IX, fig. 4).

5° A la base des cotylédons, les îlots vasculaires s'organisent en deux groupes dont chacun constituera un faisceau cotylédonaire (Pl. IX, fig. 5).

Ces transformations qui s'observent dans le genre

Echium sont à peu près les mêmes dans les autres genres. Les quelques différences que l'on peut y observer sont dues principalement à ce que les changements ne s'opèrent pas toujours au même niveau.

Dans le genre *Anchusa* par exemple, il faut monter beaucoup plus haut pour observer l'apparition du métaxylème et la disparition des petits vaisseaux primaires. Dans le genre *Cerinthe*, au contraire, le métaxylème apparaît à une distance très petite du collet.

Enfin, dans certains cas, le bois, au lieu de se diviser en quatre îlots distincts, s'organise par groupes de deux îlots soudés dont chacun est destiné au cotylédon correspondant : telle est la disposition que l'on observe dans les genres *Omphalodes*, *Lithospermum*, *Lycopsis*, *Myosotis*.

Tels sont les faits qui résultent de l'étude de coupes en série faites dans l'axe hypocotylé des plantes de cette famille. Ils permettent de constater les échelons qui existent dans les éléments vasculaires de la plantule et de faire ressortir combien la vascularisation est plus complète et plus parfaite, au sommet de l'axe hypocotylé.

CONCLUSIONS

En quelques mots, nous allons résumer les résultats qui nous ont été fournis par cette étude, en mettant en relief les caractères anatomiques intéressants que présentent les divers types des Borraginées européennes.

Parmi les espèces vivaces, il n'y en a qu'un petit nombre présentant un rhizome (*Pulmonaria*, *Symphytum tuberosum*, *Omphalodes verna*). Dans la plupart des cas, la racine reste en continuité avec la partie basilaire de la tige qui est souterraine, vivace, et porte des bourgeons destinés à donner des rameaux florifères (*Echium* par exemple).

La structure primaire de la racine diffère peu du type classique ; elle est toujours à deux faisceaux dans la racine d'une plantule ; elle comprend, dans les racines adventives des rhizomes, généralement cinq ou six faisceaux (*Pulmonaria*, *Omphalodes verna*), quelquefois de six à douze, dans les mêmes types, rarement deux faisceaux (*Symphytum tuberosum*). L'écorce dans les racines adventives est toujours très épaisse.

Les formations secondaires de la racine principale et des radicelles apparaissent de bonne heure. Les formations subéro-phellodermiques, toujours développées aux dépens du péricycle sont peu épaisses, mais ne font presque jamais défaut. Les formations secondaires libéro-ligneuses constituent rarement un massif compact (*Omphalodes linifolia*). Le plus souvent elles sont segmentées par des zones de cellules, qui ne se sont pas différenciées en tissu conducteur, soit en zones concentriques (*Amsinkia*), soit en lames distinctes (*Symphytum*), soit en lames unies par leur région interne (*Anchusa*).

Au contraire, dans les racines adventives des rhizomes, les formations subéro-phellodermiques n'apparaissent que très tard et font le plus généralement défaut ; les formations secondaires libéro-ligneuses sont relativement peu développées dans ces mêmes racines (*Pulmonaria*).

Dans les racines adventives (*Pulmonaria*), la moelle conserve, même après l'apparition des tissus secondaires, l'aspect qu'elle avait au début, à cela près qu'entre les faisceaux ligneux et libériens primaires se sont développés un grand nombre de vaisseaux. La racine principale et les radicelles peuvent présenter, si la sclérification n'a pas été générale, du tissu cellulosique au voisinage du bois primaire, du bois primaire de seconde formation et du bois secondaire ; le cloisonnement de ce parenchyme, dans l'intervalle des deux faisceaux primaires a pu être assez actif pour les éloigner l'un de l'autre ; les éléments de ce parenchyme sont disposés sans ordre.

La tige aérienne des Borraginées est généralement annuelle. Dans quelques cas (*Cerinthe*), la surface de la tige est lisse. Mais, le plus souvent, on y remarque des cannelures longitudinales (*Lycopsis*) dans le prolongement desquelles se détache le bord du limbe de chaque feuille. Dans le *Symphytum officinale*, les cannelures portent des ailes foliacées.

L'épiderme de la tige est rarement dépourvu de poils (*Cerinthe*, *Omphalodes linifolia*). Le plus souvent il en présente un très grand nombre que l'on peut répartir en trois groupes bien distincts : 1° poils simples (*Symphytum*) ; 2° poils enchâssés dans une rosette de cellules épidermiques fortement accrues (*Nonnea*, *Lycopsis*) ; 3° poils pluricellulaires, à cellule terminale sphérique (*Alkanna*).

La structure de l'écorce varie souvent, dans la même tige. Quand il y a des cannelures, l'écorce est formée de collenchyme correspondant à chacune d'elles (*Lycopsis*) ; entre les cannelures, on trouve à peu près dans toutes les espèces un tissu sous-épidermique rempli de lacunes et formé de

cellules lâchement unies. Dans le genre *Heliotropium*, où l'on ne rencontre pas de collenchyme sous-épidermique, on constate, dans l'écorce de la tige, la présence d'un tissu palissadique très régulier. Le parenchyme du pétiole offre à peu de différences près les mêmes caractères. On y trouve souvent deux cordons de collenchyme latéraux, faisant suite à ceux des cannelures de la tige, un autre cordon de collenchyme le long de la face inférieure (*Pulmonaria*, *Cynoglossum*, *Lycopsis*), enfin deux autres cordons de collenchyme, l'un le long de la face supérieure et l'autre le long de la face inférieure dans les genres *Lithospermum*, *Nonnea*, *Anchusa*.

Dans le genre *Heliotropium*, le péricycle de la tige comprend un certain nombre de fibres que l'on ne retrouve pas dans le pétiole.

Les faisceaux libéro-ligneux sont ou bien soudés latéralement les uns aux autres en un anneau continu (*Borrago*, *Anchusa*, *Cynoglossum*), ou bien nettement distincts les uns des autres, et séparés par une bande de tissu cellulosique qui finit quelquefois par se sclérifier (*Symphytum*, *Pulmonaria*, *Myosotis*). Dans le pétiole, et dans le rhizome, les faisceaux sont toujours isolés les uns des autres ; le nombre des faisceaux pétiolaires varie de trois (*Amsinkia*) à une douzaine (*Echinospermum*).

On peut observer facilement le liber primaire, même dans une tige qui a achevé son développement, quoique les éléments en aient été un peu modifiés. Les tubes criblés sont écrasés et leur lumière obturée ; en outre les cellules libériennes ont épaissi leurs parois, particulièrement dans les genres *Asperugo*, *Symphytum*, *Nonnea*.

Le métaphloème est très abondant dans les genres *Pulmonaria*, *Omphalodes*, *Myosotis*.

Quant au liber secondaire, il est représenté par une zone annulaire de faible épaisseur (*Lycopsis*, *Amsinkia*), ou d'épaisseur considérable (*Anchusa sempervirens*).

Les vaisseaux du bois primaire sont complètement défor-

més. Ils sont situés au milieu d'un parenchyme dont les cellules ont épaissi leurs parois et qui vers l'intérieur correspond à la zone périmédullaire. C'est cet ensemble qui avait été décrit à tort par certains auteurs comme du liber interne.

Le bois secondaire comprend des vaisseaux presque toujours de gros calibre ; cependant les genres *Alkanna*, *Omphalodes*, *Myosotis* font exception à cette règle. Ces vaisseaux sont généralement alignés en files régulières, mais cette régularité disparaît dans les genres *Pulmonaria*, *Lycopsis*, *Nonnea*.

Les rhizomes de *Pulmonaria officinalis* et de *Symphytum tuberosum* présentent des structures tout à fait différentes : dans le premier cas, les éléments libériens et ligneux sont très développés ; dans le second, au contraire, ils sont extrêmement réduits.

La moelle, à grandes cellules, est quelquefois sclérifiée partiellement (*Lithospermum purpureo-cœruleum*) ou totalement (*Cynoglossum officinale*).

L'épiderme de la feuille est identique à celui de la tige ; les cellules qui le forment ont des contours tantôt sinueux (*Omphalodes*), tantôt rectilignes (*Borrago*, *Heliotropium*).

Le mésophylle comprend généralement une seule assise de cellules en palissade, quelquefois deux (*Myosotis*, *Pulmonaria*, *Echium*). Enfin il n'est pas rare (*Lycopsis*) de trouver du côté de la face inférieure une seconde couche de tissu en palissade.

La germination est toujours épigée. Elle offre dans tous les genres à peu près les mêmes caractères, et il n'y a guère de différence que pour la taille et les dimensions relatives des plantules. Dans un cas (*Amsinkia*), les cotylédons s'écartent du type normal, ils sont bifides ; dans les autres genres, ils sont lancéolés (*Symphytum*), ovales (*Borrago*), arrondis (*Myosotis*, *Omphalodes*).

Le liber et le bois primaires présentent le même aspect

dans la racine et dans la moitié inférieure de l'axe hypocotylé. A partir de ce niveau chaque faisceau libérien se divise en deux et les plus petits des éléments du bois s'atrophient au milieu du parenchyme cellulosique. En outre de nouveaux vaisseaux se différencient dans le méristème qui sépare le bois du liber; ces vaisseaux, répartis sans ordre au milieu de l'axe hypocotylé, s'orientent un peu plus haut suivant des files à peu près régulières, à différenciation nettement centrifuge. En même temps, les vaisseaux du bois se groupent en quatre îlots dont chacun se trouve accolé à la face interne d'un demi faisceau libérien, constituant quatre faisceaux libéro-ligneux. Ces faisceaux libéro-ligneux se rendent, par groupe de deux, dans chaque cotylédon.

Ce travail a été fait au Laboratoire de Biologie végétale de Fontainebleau et au Laboratoire de Botanique de la Sorbonne.

J'exprime à M. Gaston Bonnier, tous mes remercîments pour les bienveillants conseils et les encouragements qu'il n'acessé de me prodiguer, et je le prie d'agréer le témoignage de ma profonde reconnaissance. J'adresse également mes plus vifs remercîments à M. Léon Dufour, directeur adjoint du Laboratoire de Fontainebleau, qui, avec sa bienveillance habituelle, m'a donné de si précieux conseils.

EXPLICATION DES PLANCHES

LETTRES COMMUNES

ag, assise génératrice; *b*, bois; *bs*, bois secondaire; *col*, collenchyme; *end*, endoderme; *épi*, épiderme; *l*, liber; *ls*, liber secondaire; *m*, moelle; *mb*, métaxylème; *ml*, métaphloème; *p*, péricycle.

PLANCHE V

Fig. 1. — *Symphytum tuberosum*. Rhizome avec ses racines adventives.
Fig. 2. — *Pulmonaria officinalis*. Jeune pied issu d'un bourgeon développé sur une racine adventive.
Fig. 3. — Tige de *Symphytum tuberosum* avec ses cannelures.
Fig. 4. — Tige de *Lycopsis arvensis* avec ses cannelures.
Fig. 5. — Plantule de *Cynoglossum officinale*.
Fig. 6. — Plantule d'*Echium vulgare*.
Fig. 7. — Plantule d'*Amsinkia angustifolia*.

PLANCHE VI

Fig. 1. — *Borrago officinalis*. Coupe de racine.
Fig. 2. — *Symphytum officinale*. Coupe de racine.

PLANCHE VII

Fig. 1. — *Omphalodes linifolia*. Coupe de tige.
Fig. 2. — *Omphalodes linifolia*. Faisceau pétiolaire médian.
Fig. 3. — *Borrago officinalis*. Poil épidermique du pétiole.
Fig. 4. — *Nonnea lutea*. Poil épidermique de la tige.
Fig. 5. — *Myosotis palustris*. Écorce de la tige avec lacunes.

PLANCHE VIII

Fig. 1. — *Pulmonaria officinalis*. Faisceau libéro-ligneux du rhizome.
Fig. 2. — *Symphytum tuberosum*. Faisceau libéro-ligneux du rhizome.
Fig. 3. — *Pulmonaria officinalis*. Faisceau pétiolaire médian.
Fig. 4. — *Pulmonaria officinalis*. Faisceau pétiolaire marginal.

PLANCHE IX

Fig. 1. — *Echium vulgare*. Coupe de plantule au niveau du collet.
Fig. 2. — *Echium vulgare*. Coupe de plantule à un quart de la hauteur de l'axe hypocotylé.
Fig. 3. — *Echium vulgare*. Coupe de plantule au milieu de l'axe hypocotylé.
Fig. 4. — *Echium vulgare*. Coupe de plantule aux trois quarts de l'axe hypocotylé.
Fig. 5. — *Echium vulgare*. Coupe de plantule au niveau de l'insertion des cotylédons.

SUR L'HYPOSTASE

Par M. PH. VAN TIEGHEM.

Dans les Endoprothallées qui composent le vaste embranchement des Stigmatées ou Digames, l'unique macrodiode formée, en définitive, dans le macrodiodange germe sur place, comme on sait, et produit un prothalle femelle composé de sept cellules seulement, mais profondément différenciées : trois en haut, l'oosphère et les deux synergides, trois en bas, les antipodes, et une au milieu, plus grande que les six autres, la mésocyste. En même temps, dans le tissu sous-jacent à ce prothalle femelle et à peu de distance de sa base, c'est-à-dire des antipodes, se différencie une lame transversale de cellules ordinairement isodiamétriques, qui, sans épaissir beaucoup leurs membranes, les lignifient fortement; aussi prend-elle, par la fuchsine, le vert d'iode et les autres colorants de la lignine, une coloration intense.

Toujours à contour circulaire, cette lame lignifiée est plus ou moins large et plus ou moins épaisse. Sa forme est aussi très variée. Le plus souvent, elle est concave vers le haut, de manière à entourer la base du prothalle femelle, en formant une cupule, dont les bords peuvent se relever peu, en soucoupe, ou davantage, en verre à boire, ou même se prolonger beaucoup vers le haut, en tube ou en doigt de gant. Ailleurs, elle demeure plane, en forme de disque, tantôt mince, tantôt épaissi en billot ou plus fortement, en colonne. Ailleurs encore, elle prend en même temps ces deux formes extrêmes, et c'est une colonne à sommet excavé en forme de dé à coudre. Dans tous les cas, son rôle est, après la forma-

tion simultanée de l'œuf et du trophime, d'arrêter vers le bas, en lui opposant par son indigestibilité un obstacle infranchissable, la croissance simultanée de l'albumen issu du trophime et de l'embryon issu de l'œuf, croissance qui se trouve ainsi tout entière et nécessairement reportée vers le haut.

C'est en 1893 que j'ai appelé pour la première fois, à propos des Loranthinées, l'attention des botanistes sur cette lame lignifiée et sur son rôle (1). Depuis, je l'ai signalée à bien des reprises dans les plantes les plus différentes du groupe des Inovulées, en montrant que sa conformation varie suivant les genres et peut servir à les caractériser.

En raison de sa forme la plus ordinaire, je me suis borné pendant longtemps à la désigner sous le nom de *cupule lignifiée*. L'ayant rencontrée aussi, dans mes recherches ultérieures, chez un très grand nombre de plantes appartenant aux familles les plus diverses du groupe des Ovulées, j'ai pensé que son existence, sinon générale, du moins extrêmement fréquente, lui méritait bien une dénomination spéciale, qui fut indépendante des nombreuses variations de sa forme et applicable à tous les cas, et je l'ai désignée, à cause de son rôle toujours le même, sous le nom de *hypostase* (2).

Signaler les principales modifications de forme et de situation que l'hypostase subit, d'abord dans le pistil et dans l'ovule, plus tard dans le fruit et dans la graine, chez les Stigmatées ou Digames : tel est le double objet du présent travail. Les principaux résultats en ont été publiés ailleurs dans deux Notes préliminaires (3); on les réunit ici en les complétant.

(1) Ph. van Tieghem, *Sur la structure de la fleur des Nuytsia et Gaiadendron, comparée à celle des Loranthacées parasites* (Bull. de la Soc. bot., XL, p. 347, 8 décembre 1893).

(2) De ὑπό, dessous, et στάσις, arrêt.

(3) Ph. van Tieghem, *L'hypostase, sa structure et son rôle constants, sa situation et sa forme variables* (Bulletin du Muséum, VII, p. 412, décembre 1901). — *L'hypostase dans le fruit et dans la graine* (Ibid., VIII, p. 43, janvier 1902).

I

L'HYPOSTASE DANS LE PISTIL ET DANS L'OVULE

Au point de vue de l'ovule, les Stigmatées ou Digames se partagent, comme on sait en sept groupes ou ordres : les Inovulées innucellées, les Inovulées nucellées, les Ovulées innucellées, les Perpariétées unitegminées et bitegminées, les Transpariétées unitegminées et bitegminées (1), qu'il convient d'examiner séparément.

1. *Inovulées innucellées.* — Toujours concrescent avec les verticilles externes, ce qui rend l'ovaire infère, le pistil des Inovulées sans nucelle, ou Loranthinées, offre, suivant les familles, deux organisations différentes. Chez les Viscacées, les Loranthacées et les Dendrophthoacées, il est formé de carpelles ouverts, concrescents bord à bord de manière à circonscrire dans la région inférieure une loge centrale, bientôt oblitérée; en un mot, l'ovaire infère y est uniloculaire. Chez les Treubaniacées, les Gaïadendracées et les Élytranthacées, il est formé de carpelles fermés chacun pour son compte, concrescents ensemble latéralement et au centre, de manière à circonscrire dans la région inférieure autant de petites loges, bientôt oblitérées; en un mot, l'ovaire infère y est pluriloculaire.

Dans le premier groupe de familles, c'est sous l'épiderme occupant le fond de la loge centrale oblitérée que se développent côte à côte d'abord plusieurs cellules mères produisant chacune une seule macrodiode définitive, puis tout autant de prothalles femelles issus de la germination sur place de ces macrodiodes. C'est immédiatement au-dessous de ces prothalles femelles, dans la base commune des carpelles, que se différencie l'hypostase. Commune à tous les

(1) Voy. à ce sujet : Ph. van Tieghem, *L'œuf des plantes considéré comme base de leur classification* (Ann. des Sc. nat., 8e série, Bot. XIV, p. 292, 1901).

prothalles femelles, unique par conséquent dans le pistil, elle y prend une dimension relativement grande et s'aperçoit à l'œil nu sur les coupes, surtout après coloration en rouge ou en vert par la fuchsine ou le vert d'iode. Sa présence est constante à cet endroit dans toute l'étendue de ce groupe. Elle y est située plus ou moins haut dans le massif formé par la concrescence des verticilles floraux : à la base même, au quart, à la moitié et même aux trois quarts de la longueur, témoignant ainsi que la loge ovarienne, dont elle accuse toujours la base, commence pareillement plus ou moins haut dans ce massif. Sa forme aussi est très diverse et offre toutes les modifications indiquées plus haut. Forme et situation varient d'ailleurs dans la même famille suivant les genres, qu'elles peuvent contribuer à définir. Ce n'est pas ici le lieu d'entrer plus avant dans le détail de ces modifications.

Dans le second groupe de familles, c'est sous l'épiderme du fond de chaque loge oblitérée que se développe d'abord une seule cellule mère produisant une seule macrodiode définitive, puis un seul prothalle femelle issu de la germination de cette macrodiode. Il se forme donc ici côte à côte exactement autant de prothalles femelles qu'il y a de loges à l'ovaire. Immédiatement au-dessous de ces prothalles se différencie une hypostase commune à tous, unique par conséquent dans le pistil, de grande dimension et visible à l'œil nu sur les coupes, comme dans le groupe précédent. Sa présence y est aussi constante à cet endroit. Mais, ici, sa position et sa forme varient peu. Partout, elle commence très bas et s'allonge beaucoup vers le haut, en forme de tube ou de doigt de gant, enveloppant ainsi les prothalles femelles aussi bien sur les flancs qu'à leur base.

Qu'il s'agisse de l'un ou de l'autre groupe de familles, l'hypostase se retrouve donc chez toutes les Loranthinées, et c'est sa constance, jointe à sa grande dimension, qui explique qu'elle ait été découverte tout d'abord dans ces plantes.

2. *Inovulées nucellées.* — Le pistil des Inovulées nucellées, ou Anthobolinées, est toujours formé de carpelles ouverts et concrescents bord à bord, de manière à circonscrire dans leur région inférieure une loge centrale unique ; en un mot, l'ovaire y est toujours uniloculaire. Mais il offre cependant deux organisations différentes. Tantôt, un seul des carpelles qui le constituent produit à sa base un nucelle, qui remplit toute la loge ; les autres sont stériles ; le pistil est donc uninucellé. C'est le cas des Anthobolacées. Tantôt, et bien plus fréquemment, chaque carpelle constitutif du pistil forme à sa base un nucelle ; le pistil est plurinucellé. Comme les carpelles qui les portent, ces nucelles juxtaposés sont alors concrescents entre eux dans toute leur longueur, de manière à former un massif conique qui remplit toute la loge ovarienne. Dans ce massif se différencient d'abord, sous l'épiderme et en face des carpelles, tout autant de cellules mères de macrodiodes et se forment plus tard tout autant de prothalles femelles que le pistil compte de carpelles : deux dans les Ginallacées et les Arceuthobiacées, six dans les Nuytsiacées.

Chez les Nuytsiacées, au-dessous de ce nucelle composé, dans la base commune des carpelles, se différencie une hypostase en forme de coupe. De même, dans la tribu des Phoradendrées de la famille des Ginallacées, une hypostase en cupule se forme au-dessous du nucelle composé. Mais je n'en ai pas observé jusqu'à présent dans la tribu des Ginallées, ni dans la famille des Arceuthobiacées. Je n'en ai pas aperçu non plus au-dessous du nucelle simple des Anthobolacées.

L'hypostase n'offre donc pas, chez les Anthobolinées, la même généralité que chez les Loranthinées. Mais quand elle existe, comme elle est unique dans le pistil et commune à tous les nucelles quand il y en a plusieurs, elle y acquiert une grande dimension et s'aperçoit à l'œil nu sur les coupes colorées, aussi facilement que chez les Loranthinées.

3. *Ovulées innucellées.* — Dans aucune des familles qui

composent, au nombre de treize aujourd'hui, l'ordre des Ovulées innucellées ou Santalinées, je n'ai aperçu jusqu'à présent d'hypostase, ni dans l'ovule, ni dans le placente qui le porte, ni dans le reste du pistil. Aussi voit-on souvent dans ce groupe, et le fait est connu depuis longtemps chez les Santals (*Santalum*), le prothalle femelle s'allonger vers le bas, sortir de l'ovule et pénétrer dans le placente, dans l'intérieur duquel il descend plus ou moins loin. Chemin faisant, il attaque et digère, pour s'en nourrir, le tissu qu'il traverse, à la façon d'un parasite. Cet allongement basilaire du prothalle femelle, en forme de suçoir, quand l'hypostase manque, fait mieux comprendre son rôle quand elle existe, rôle qui est précisément d'opposer un obstacle infranchissable à un pareil allongement, à une pareille nutrition parasitaire par le bas.

4. *Perpariétées unitegminées et bitegminées*. — Chez un très grand nombre d'Ovulées nucellées, le nucelle est volumineux et persiste, tout autour de la macrodiode et plus tard du prothalle femelle qu'elle engendre, jusqu'au moment de la formation de l'œuf et du trophime. En d'autres termes, la paroi du macrodiodange ne se détruit pas pour mettre à nu le prothalle femelle et, par conséquent, le tube prothallien mâle devra percer cette paroi au sommet et en traverser toute l'épaisseur pour accéder à l'oosphère et au trophime. Aussi ces plantes sont-elles dites *pernucellées* ou *perpariétées* (1). Suivant que le tégument qui enveloppe le nucelle est simple ou double, elles forment, chez les Dicotyles, deux ordres distincts : les *Perpariétées unitegminées*, ou *Corylinées*, et les *Perpariétées bitegminées*, ou *Renonculinées*, le second beaucoup plus vaste que le premier.

Qu'il y ait un ou deux téguments, la chose est indifférente au point de vue de l'hypostase, qui se différencie toujours dans le nucelle. On peut donc, sous ce rapport, traiter en bloc ces deux ordres.

(1) Voy. à ce sujet : Ph. van Tieghem, *L'œuf des plantes considéré comme base de leur classification* (Ann. des Sc. nat., 8e série, Bot., XIV, p. 289, 1901).

Une hypostase s'y forme dans chaque ovule, au-dessous du prothalle femelle qu'il renferme. Le pistil en produit donc tout autant que d'ovules et de prothalles femelles. Aussi est-elle beaucoup plus petite que chez les Inovulées, invisible à l'œil nu, mais facile à apercevoir pourtant au microscope sur la coupe longitudinale médiane de l'ovule, après coloration à la fuchsine ou au vert d'iode.

Toujours située dans la nucelle, elle y occupe diverses positions, tantôt à la base même, c'est-à-dire à la chalaze, comme dans les Jatrophes (*Jatropha*), par exemple ; tantôt à mi-hauteur entre la chalaze et la base du prothalle femelle, comme dans les Euphorbes (*Euphorbia*) ; tantôt plus haut encore, en contact avec le prothalle femelle, comme dans les Ricins (*Ricinus*). Par ces trois exemples d'Euphorbiacées, dont il serait facile de citer les analogues dans beaucoup d'autres familles, on voit que la situation de l'hypostase peut changer dans une même famille, suivant les genres. Sa forme est ordinairement celle d'un disque ou d'une cupule, plus ou moins large, suivant la largeur du nucelle, mais qui peut être très étroite dans un gros nucelle, comme on le voit, par exemple, dans les Ricins et les Euphorbes. Elle s'épaissit quelquefois en une petite colonne s'élevant dans l'axe du nucelle, depuis la chalaze jusqu'à la base du prothalle femelle, comme dans les Vignes (*Vitis*), par exemple, les Xanthocères (*Xanthoceras*), les Codies (*Codia*), etc.

Ainsi diversement située et conformée, elle se retrouve dans la plupart des familles qui composent ces deux ordres, lorsque l'ovule est assez âgé pour avoir terminé son développement et achevé sa différenciation.

5. *Transpariétées unitegminées et bitegminées.* — Chez un très grand nombre d'autres familles d'Ovulées nucellées, le nucelle est très mince et sa couche externe, c'est-à-dire la paroi du macrodiodange, se trouve entièrement résorbée dès avant l'épanouissement de la fleur, laissant à nu par conséquent, sous le tégument, le prothalle femelle avant la

formation simultanée de l'œuf et du trophime. Après avoir franchi le tégument au micropyle, le tube prothallien mâle se trouve alors directement en contact avec l'oosphère et la mésocyste, où il déverse aussitôt ses deux anthérozoïdes. Aussi ces plantes sont-elles *transnucellées* ou *transpariétées* (1). Que le nucelle transitoire y soit enveloppé d'un ou de deux téguments, c'est chose sans importance au point de vue qui nous occupe ici, et nous pouvons considérer en bloc, chez les Dicotyles, les deux ordres distincts des *Transpariétées unitegminées*, ou *Solaninées*, et des *Transpariétées bitegminées*, ou *Primulinées*, dont le premier est beaucoup plus étendu que le second.

Ici aussi, une hypostase se différencie le plus souvent dans chaque ovule, sous l'unique prothalle femelle qu'il renferme. Elle y occupe d'ordinaire la base même, seule persistante, du nucelle, sous forme d'une cupule très étroite ou d'un petit disque ne comptant parfois que quelques cellules lignifiées. Pourtant, chez les Éricacées et les Ilicacées, elle est située au-dessous de la chalaze, dans l'épaisseur même du tégument unique et y prend la forme d'une cupule plus large que le nucelle transitoire. Chez les Oléacées, elle se forme aussi dans le tégument, mais s'épaissit et s'élève jusque dans la base du nucelle. Chez les Éricacées, chose singulière et que je n'ai observée jusqu'ici que dans cette famille, le tégument différencie, en outre, sur son bord interne, tout autour du sommet du prothalle femelle, une calotte de cellules lignifiées, pareille à la cupule inférieure, et servant à arrêter vers le haut la croissance du prothalle, comme l'hypostase l'arrête vers le bas ; en un mot, c'est, si l'on veut, une *épistase* (2).

Enfin, il y a ici, notamment parmi les Transnucellées

(1) Ph. van Tieghem, *loc. cit.*, p. 289, 1901.

(2) Cette remarquable structure ovulaire, avec hypostase et épistase différenciées l'une et l'autre dans l'épaisseur du tégument, se retrouve aussi dans les Clèthres (*Clethra*). C'est ce qui peut conduire à réintégrer ce genre dans la famille des Éricacées, d'où il a été récemment exclu, pour constituer le type d'une famille à part, les Cléthracées.

unitegminées, ou Solaninées, plusieurs familles, telles que les Composées, Dipsacacées, Campanulacées, Scrofulariacées, Gesnériacées, Utriculariacées, etc., où il n'y a d'hypostase ni dans le nucelle, ni dans le tégument. Aussi voit-on, chez ces plantes, le prothalle femelle s'allonger vers le bas, traverser la chalaze et pénétrer dans le tégument, où il s'avance et se dilate plus ou moins, en formant ce qu'on a appelé un *suçoir chalazien* (1). Ici encore, ce qui arrive en l'absence d'hypostase fait mieux comprendre son rôle quand elle existe.

6. *Conclusion.* — En somme, la formation de l'hypostase est un phénomène, sinon général, du moins extrêmement répandu chez les Stigmatées ou Digames.

Il s'y manifeste d'ailleurs sous deux aspects différents :

Chez les Inovulées, qu'il y ait ou non un nucelle, le pistil ne forme qu'une seule hypostase, de grande dimension, commune à tous ses prothalles femelles, et il la différencie dans la base commune des carpelles.

Chez les Ovulées nucellées, que le nucelle y soit persistant ou transitoire, le pistil produit autant d'hypostases que de prothalles femelles et chaque ovule, puisqu'il renferme un prothalle femelle, a aussi son hypostase propre. Elle s'y différencie le plus souvent dans le nucelle, plus ou moins haut, quelquefois dans le tégument, ou même à la fois dans le tégument et dans le nucelle.

Quand l'hypostase fait défaut, le prothalle femelle peut s'allonger vers le bas dans le tissu sous-jacent, en forme de suçoir, et s'y nourrir à la façon d'un parasite.

Il faudra donc désormais, quand on étudiera la structure du pistil d'une Stigmatée quelconque, inovulée ou ovulée,

(1) Voy. sur ce sujet : Ph. van Tieghem, *Sur les nodules nourriciers du placente des Utriculaires* (Bulletin du Muséum, 1900, p. 39). — Mme Balicka-Ivanovska, *Contributions à l'étude du sac embryonnaire de certaines Gamopétales* (Flora, LXXXVI, p. 47, 1899). — Mlle Goldfluss, *Sur la structure et les fonctions de l'assise épithéliale et des antipodes chez les Composées* (Journal de Botanique, XII, p. 374, 1898, et XIII, p. 9, 1899).

s'appliquer chaque fois à y rechercher l'hypostase et, si elle existe, à en décrire avec soin la forme et la position.

II

L'HYPOSTASE DANS LE FRUIT ET DANS LA GRAINE

Dans la première Partie de ce travail, on a étudié l'hypostase des Stigmatées ou Digames aussitôt après sa différenciation dans le pistil, et montré que, si la structure et le rôle en sont bien constants, la forme et la position en sont très variables. Parmi ces variations, bornons-nous à rappeler la plus frappante, celle que l'on observe entre les Inovulées et les Ovulées. Chez les premières, qu'il y ait ou non un nucelle, il ne se fait dans le pistil, à l'intérieur même des carpelles, qu'une seule hypostase, commune à tous les prothalles femelles qui s'y développent côte à côte, de grande dimension, par conséquent, et visible à l'œil nu sur les coupes du pistil convenablement colorées. Chez les secondes, il se fait dans le pistil tout autant d'hypostases que d'ovules, chaque ovule ayant la sienne propre au-dessous du prothalle femelle unique qu'il renferme; elles sont petites, par conséquent, mais tout de même, avec un peu plus d'attention, il est facile de les voir au microscope sur les coupes longitudinales de l'ovule après coloration (1).

(1) Chez les Astigmatées ou Monogames, qui sont toutes, comme on sait, ovulées et nucellées, une hypostase en forme de soucoupe se différencie aussi dans chaque ovule, à la base du nucelle, comme on le voit notamment dans les Éphèdres (*Ephedra*). Ici, pendant que l'œuf se développe en un embryon, c'est, comme on sait, le prothalle femelle lui-même qui s'accroît autour de lui en même temps et qui est ensuite digéré par lui pour le nourrir, jouant ainsi le rôle dévolu à l'albumen issu du trophime chez les Stigmatées ou Digames. Mais cette digestion n'est que partielle; à la maturité du fruit, lors du passage de la graine à l'état de la vie latente, il subsiste toujours de ce prothalle femelle accru une partie, chargée de matières de réserve, que l'on nomme alors l'*endosperme*. L'hypostase a ici pour rôle d'arrêter vers le bas le développement du prothalle femelle, après qu'il a résorbé, en s'y substituant, toute la région inférieure du nucelle, située entre lui et la chalaze. Dans la graine mûre, elle se

Pistillaire ou ovulaire, unique ou multiple, et quelles qu'en soient, dans l'un et l'autre cas, la forme et la situation, parce qu'elle est fortement lignifiée, l'hypostase résiste à toutes les diastases qui fonctionnent activement, comme on sait, au cours du développement de l'œuf en embryon, du trophime en albumen, de l'ovule en graine et du pistil en fruit : elle est et demeure indigestible. Mais la même cause qui la fait indestructible, la rend aussi incapable de toute croissance ultérieure. Elle se retrouve donc dans le fruit mûr, telle exactement qu'elle était dans le pistil : unique, située directement dans le péricarpe et de grande dimension chez les Inovulées, multiple, localisée dans chaque graine et de petite dimension chez les Ovulées. Seulement, comme elle est restée sans changement aucun pendant que les parties qui la renferment ont pris un très grand accroissement, elle est alors relativement beaucoup plus petite, plus difficile à apercevoir, par conséquent, et il faut être averti déjà de son existence pour arriver à la découvrir. C'est ce qui explique qu'elle ait échappé comme telle à tous les auteurs qui ont étudié la structure du fruit et de la graine.

C'est précisément cette recherche de l'hypostase dans le fruit ou dans la graine, parvenus l'un et l'autre à l'état de maturité, avec les conséquences qui résultent de sa présence au point de vue de la constitution définitive de ce fruit ou de cette graine, qui font l'objet de la seconde Partie de ce travail.

1. *Inovulées*. — Chez les Inovulées, puisqu'il n'y a pas d'ovules, il n'y a pas non plus et il ne saurait y avoir de graines ; le fruit mûr y est donc nécessairement inséminé. Quel que soit le nombre des prothalles femelles qui s'y forment, soit directement dans l'écorce des carpelles quand il n'y a pas de nucelle, soit dans le nucelle quand il s'en fait un, presque toujours un seul de ces prothalles développe son œuf en embryon et son trophime en albumen ; tous les

retrouve donc telle quelle, intercalée entre la base de l'endosperme et le tégument.

autres avortent. L'hypostase n'a donc de rôle à jouer que vis-à-vis de ce développement unique. En l'arrêtant vers le bas, elle l'empêche d'attaquer et sauve ainsi de la destruction toute l'épaisseur du péricarpe située au-dessous d'elle, en le laissant libre d'en digérer les parties latérales et supérieures. Dans le fruit mûr, on retrouve donc l'hypostase, avec tous ses caractères primitifs, immédiatement en contact avec le bord inférieur de l'albumen permanent, quand il en subsiste un, comme c'est le cas le plus fréquent dans ce groupe, ou avec le sommet des cotyles, quand, par exception, il n'y a pas d'albumen permanent, comme dans les Psittacanthes (*Psittacanthus*) chez les Loranthacées, comme dans les Lépidocères (*Lepidoceras*) chez les Viscacées.

Dans notre Gui blanc (*Viscum album*), il n'est pas rare, comme on sait, que deux ou même trois des prothalles femelles formés côte à côte au fond de la loge oblitérée, au-dessus de l'hypostase commune, développent simultanément et également leur œuf en un embryon et leur trophime en un albumen. Dans ce cas, les deux ou trois albumens contigus se soudent de très bonne heure intimement, en se confondant en une masse unique, et c'est cette masse qui est arrêtée vers le bas par l'hypostase également unique. Dans le fruit mûr, l'hypostase se retrouve donc en contact direct avec le bord inférieur de la masse unique formée par la soudure des divers albumens permanents. Cette fusion précoce de tous les albumens en un seul explique qu'une seule hypostase suffise à les arrêter tous.

2. *Ovulées.* — Chez les Ovulées, lorsque l'ovule a un nucelle, ce nucelle, toujours entouré d'un tégument, simple ou double, se comporte, suivant les plantes, de deux manières différentes. Tantôt sa couche externe, c'est-à-dire la paroi du macrodiodange, disparaît dès avant l'épanouissement de la fleur, laissant à nu contre le tégument le prothalle femelle qu'il renferme; l'ovule est dit alors *transnucellé*, ou *transpariété*. Tantôt sa couche externe, c'est-à-dire la paroi du macrodiodange, persiste au moment de

l'épanouissement de la fleur, entre le tégument et le prothalle femelle ; l'ovule est dit alors *pernucellé* ou *perpariété* (1).

Chez les Transpariétées, l'hypostase se différencie, comme on sait, d'ordinaire à la base même du nucelle, à la chalaze, quelquefois même au-dessous de la chalaze dans l'épaisseur du tégument. C'est à cette place aussi qu'on la retrouve dans la graine mûre, en contact avec le bord inférieur de l'albumen permanent quand il y en a un, avec le sommet des cotyles de l'embryon quand il n'y en a pas. Si, conformément à l'usage, on désigne sous le nom de *périsperme* ce qui reste du nucelle de l'ovule dans la graine mûre, il n'y a jamais alors et il ne saurait y avoir de périsperme.

Chez les Perpariétées, l'hypostase se différencie toujours, semble-t-il, dans le nucelle, tantôt à sa base même immédiatement au-dessus de la chalaze, tantôt plus ou moins haut dans sa masse. Dans le premier cas, le nucelle est complètement résorbé, aussi bien vers le bas que latéralement et en haut, pendant le développement simultané de l'œuf en embryon et du trophime en albumen, comme il l'est chez les Transpariétées dès avant la formation de l'œuf et du trophime. Il n'en reste donc rien dans la graine mûre, où l'hypostase se retrouve en contact direct, en bas avec le tégument, en haut avec le bord inférieur de l'albumen permanent ou avec le sommet des cotyles de l'embryon. Pas plus que chez les Transpariétées, la graine n'a donc ici et ne saurait avoir de périsperme.

Il en est tout autrement lorsque, chez les Perpariétées, l'hypostase se différencie plus ou moins haut dans le corps du nucelle. En arrêtant vers le bas le développement de l'albumen, l'hypostase protège contre toute destruction la région plus ou moins épaisse du nucelle comprise entre elle et la chalaze ; cette région se retrouve donc dans la graine

(1) Voy. à ce sujet : Ph. van Tieghem, *L'œuf des plantes considéré comme base de leur classification* (Ann. des Sc. nat., 8e série, Bot., XIV, p. 289 et 292, 1901).

mûre, intercalée entre le tégument et l'albumen permanent quand il y en a un, entre le tégument et l'embryon quand il n'en subsiste pas. C'est au milieu de son bord supérieur, en contact avec le bord inférieur de l'albumen ou avec le sommet de l'embryon, que l'on rencontre l'hypostase avec sa dimension et ses caractères primitifs. Dans ce cas, qui est très fréquent, il y a donc toujours, dans la graine mûre, un périsperme plus ou moins volumineux.

Tantôt la région basilaire du nucelle, ainsi épargnée grâce à la résistance de l'hypostase, est peu épaisse au début et n'accroît pas le nombre de ses assises cellulaires dans le sens longitudinal, se bornant à multiplier ses cellules transversalement pour suivre le développement en largeur de l'albumen; le périsperme est alors peu épais, élargi en forme de disque ou de cupule.

Pour fixer les idées, prenons un exemple. Ce sera, si l'on veut, une de nos plantes les plus vulgaires, la Mercuriale annuelle (*Mercurialis annua*). Dans l'ovule, l'hypostase se différencie en forme de large cupule à l'intérieur du nucelle, séparée de la chalaze par huit à dix assises cellulaires. Dans la graine mûre, on la retrouve avec la même forme et avec la même dimension, séparée de la chalaze par le même nombre d'assises, dont les cellules sont maintenant remplies de matières grasses, comme l'albumen et l'embryon. La couche ainsi formée s'est accrue latéralement pour suivre la croissance transversale de l'albumen et, après que cette croissance transversale a fait disparaître le nucelle sur les flancs, elle forme une large coupe à bord aminci, interposée entre le tégument et la base de l'albumen, qui est moulée dans sa concavité : c'est un périsperme. Dans la graine mûre des Euphorbes (*Euphorbia*), on trouve de même un disque périspermique intercalé, au-dessus de la chalaze, entre le tégument et la base de l'albumen.

Tantôt, au contraire, déjà épaisse au début, la région conservée du nucelle s'accroît plus tard en longueur aussi bien qu'en largeur, et constitue, en définitive, dans la graine

mûre, un périsperme très abondant. Lorsque le périsperme est ainsi très volumineux, il n'a pas manqué d'être aperçu comme tel, et il y a longtemps qu'on en a signalé l'existence dans quelques familles, dont il constitue même l'un des caractères distinctifs : comme les Pipéracées, les Nymphéacées et les Hydnoracées, parmi les Dicotyles ; comme les Zingibéracées, les Marantacées et les Cannacées, parmi les Monocotyles. Dans tous les autres cas, qui sont bien plus nombreux, il a échappé jusqu'ici à l'attention des botanistes, confondu soit avec le tégument, qu'il double localement à l'intérieur, soit avec l'albumen, qu'il borde à l'extérieur.

On voit par là que la conservation d'une partie plus ou moins grande du nucelle dans la graine mûre, c'est-à-dire l'existence dans cette graine d'un périsperme plus ou moins abondant, est un phénomène très fréquent, qui se produit toutes les fois que, dans un ovule perpariété, l'hypostase se différencie dans le corps du nucelle et non à sa base même. De ce phénomène très fréquent, on n'a aperçu jusqu'ici que le cas extrême, celui où la portion conservée du nucelle est très volumineuse, en d'autres termes, où le périsperme dans la graine mûre est très abondant, cas extrême qui ne se trouve réalisé que rarement, c'est-à-dire dans un petit nombre de familles.

3. *Conclusion.* — En somme, on le voit, c'est la position prise au début par l'hypostase dans l'ovule perpariété qui décide si, oui ou non, il y aura plus tard un périsperme dans la graine mûre.

Désormais, dans l'étude de la structure du fruit et de la graine des Stigmatées ou Digames, il sera donc nécessaire de rechercher, dans chaque cas particulier, la situation de l'hypostase. Si la plante étudiée est une Perpariétée, c'est-à-dire si c'est une Monocotyle de l'ordre des Liliinées, ou une Liorhize Dicotylée, ou une Climacorhize de l'ordre des Renonculinées ou de celui des Corylinées, il y aura lieu de voir si de la situation de l'hypostase n'y résulte pas la conservation d'une partie du nucelle, en un mot la formation

d'un périsperme, dont il faudra, dans le cas de l'affirmative, décrire avec soin la dimension, la forme et la nature des matériaux de réserve.

C'est pour insister sur la nécessité qui s'impose désormais, dans l'étude soit du pistil et de l'ovule, soit du fruit et de la graine des Endoprothallées, de rechercher et de décrire, dans chaque cas particulier, la situation et la forme de l'hypostase, que j'ai cru devoir récemment, à la suite du Mémoire sur le développement de l'ovule et de la graine des Rosacées publié dans ce Recueil par M. Péchoutre (1), insérer une très courte Note sur ce sujet (2).

(1) Péchoutre, *Contribution à l'étude du développement de l'ovule et de la graine des Rosacées* (Ann. des Sc. nat., Bot., 8e série, XVI, p. 1, 1902).

(2) Ph. van Tieghem, *L'hypostase dans l'ovule et la graine des Rosacées* (Ibid., XVI, p. 159, 1902).

STRUCTURE DE L'ÉTAMINE

CHEZ LES SCROFULARIACÉES

Par M. PH. VAN TIEGHEM.

Il est aujourd'hui bien démontré et universellement reconnu que les plantes dites naguère *Phanérogames* sont des Prothallées, à prothalles de deux sortes profondément inclus dans le corps adulte, en un mot, des Endoprothallées. Cette inclusion des deux prothalles rend ici l'union des deux gamètes qu'ils produisent pour former l'œuf aussi cachée, aussi difficile à observer que possible ; d'où une contradiction flagrante avec le nom donné jusqu'à présent à ce groupe, qui oblige à le rejeter, comme je l'ai fait voir dans une Note antérieure (1).

Les *grains de pollen* de ces plantes sont donc autant de microdiodes, produisant chacune en germant un prothalle mâle ; les *sacs polliniques* sont autant de microdiodanges ; l'*anthère* est le limbe et le *filet* le pétiole d'une microdiodophylle ; l'*étamine*, enfin, est cette microdiodophylle tout entière. Depuis que la valeur morphologique de l'étamine est ainsi mieux comprise, l'importance des diverses modifications de forme et de structure qu'elle subit suivant les plantes et le parti qu'on en peut tirer pour améliorer la Classification ont été de jour en jour plus appréciés. Aussi peut-on s'étonner que ces modifications ne soient pas encore aussi bien connues qu'elles mériteraient de l'être dans plu-

(1) Ph. van Tieghem, *La fleur dans les plantes vasculaires dites Cryptogames* (Bulletin du Muséum, VIII, p. 106, février 1902).

sieurs familles même très vastes et très répandues. Pour aujourd'hui, je me bornerai à en examiner une seule à ce point de vue, et ce sera les Scrofulariacées (1).

Dans la fleur de ces plantes, l'étamine offre deux types de structure très différents, suivant que l'anthère y est dorsifixe, pendante, bifide et creusée de quatre sacs polliniques longitudinaux, en un mot tétrathèque, ce qui est le cas le plus fréquent, ou basifixe, dressée, entière et creusée seulement de deux sacs polliniques transversaux, en un mot dithèque, ce qui est le cas le moins fréquent. Étudions séparément ces deux dispositions, dans leur caractère général et leurs principales modifications.

1. *Type tétrathèque et ses principales modifications.* — Dans les Mûfliers (*Antirrhinum*), les Linaires (*Linaria*), les Mimules (*Mimulus*), le Paulownier (*Paulownia*), les Rhinanthes (*Rhinanthus*), les Mélampyres (*Melampyrum*), etc., le filet de l'étamine porte, fixée à son extrémité par le sommet de sa face dorsale, une anthère pendante, bifide, en forme de fer à cheval à branches plus ou moins divergentes, dans chaque moitié de laquelle il envoie un rameau de sa méristèle bifurquée. Une coupe transversale de l'anthère faite au voisinage du sommet, dans la partie commune, y rencontre quatre sacs polliniques, deux de chaque côté, tandis que, plus bas, chaque moitié séparée n'en renferme que deux. Chacun de ces sacs s'ouvre, vers l'intérieur de la fleur, par une fente longitudinale propre; mais les deux fentes d'un même côté sont tellement voisines, qu'elles simulent une fente unique. Vers le sommet, les deux paires de fentes se rapprochent, mais en demeurant bien distinctes jusqu'à la fin.

Dans les Digitales (*Digitalis*), les Maurandies (*Maurandia*), les Leucophylles (*Leucophyllum*), les Aptosimes (*Aptosimum*), etc., l'anthère offre la même forme et la même structure, avec cette différence que les paires de fentes, en se

(1) Les résultats de cette étude ont été communiqués à la Réunion des naturalistes du Muséum, le 23 décembre 1902.

rapprochant au sommet, s'unissent et confluent en une double fente unique, en forme de fer à cheval, différence peu importante, car on l'observe non seulement entre genres voisins, mais entre espèces d'un même genre, comme on le voit, par exemple, chez les Véroniques (*Veronica*), les Calcéolaires (*Calceolaria*), etc.

Une série de modifications plus importantes, mais aussi plus cachées, résulte de la manière dont se comportent les deux sacs de chaque paire. Tantôt, en effet, ils n'offrent entre eux au dehors aucun sillon, mais sont séparés en dedans par une cloison, qui est mince et plane s'ils ont une section transverse ovale, comme dans les Mûfliers, les Linaires, les Véroniques, les Chélones, etc., qui est épaissie et fortement bombée en son milieu s'ils ont une section transverse arquée en fer à cheval, comme dans les Digitales, etc. Tantôt, au contraire, ils sont séparés en dehors par un sillon profond et n'offrent entre eux en dedans aucune cloison ; alors aussi, ils peuvent avoir une section transverse ovale, comme dans les Torénies, etc., ou arquée autour d'une bosse fortement saillante, comme dans le Paulownier, etc. Que les deux sacs d'une même paire soient séparés par une cloison interne ou par un sillon externe, ils s'ouvrent d'ailleurs chacun pour son compte par une fente longitudinale, mais les deux fentes sont tellement rapprochées, de chaque côté de la cloison dans le premier cas, au fond du sillon dans le second, qu'elles simulent une fente unique.

Enfin une autre modification, particulièrement intéressante, comme on le verra tout à l'heure, résulte de ce que, dans certaines de ces plantes, l'une des moitiés de l'anthère, avec la paire de sacs qu'elle renferme, s'atrophie et demeure stérile, comme dans les Harveyes (*Harveya*), les Sopubies (*Sopubia*), les Centranthères (*Centranthera*), etc., ou même avorte complètement, comme dans les Cycnes (*Cycnium*), les Striges (*Striga*), les Buchnères (*Buchnera*), les Zaluzianskies (*Zaluzianskia*), etc., ne laissant à l'étamine que deux

sacs polliniques longitudinaux, situés d'un seul côté du filet, ce qui la rend asymétrique. Dans ces divers genres, l'étamine devient donc dithèque par avortement.

Ce premier type, auquel se rattachent le plus grand nombre des genres et où l'étamine diffère peu, après tout, de sa conformation ordinaire et banale, a été, naturellement, reconnu de tout temps par les botanistes descripteurs. Admettant pour vrai que les deux sacs d'une même paire confluent en une seule cavité, en une seule *loge*, par la destruction de la cloison qui les sépare, et que cette cavité, cette loge, s'ouvre ensuite par une seule fente située vis-à-vis de la cloison disparue, deux erreurs qui sont encore aujourd'hui très répandues malgré les efforts faits à plusieurs reprises pour les corriger (1), ils ont pris, comme on sait, et conservé la mauvaise habitude de dire *biloculaires* les anthères à quatre sacs polliniques, *uniloculaires* les anthères à deux sacs. Ils décrivent donc tous l'anthère d'un Mûflier, d'une Linaire, d'un Mimule, etc., comme biloculaire à deux loges séparées au sommet, celle d'une Digitale, d'une Maurandie, d'un Leucophylle, etc., comme biloculaire à deux loges confluentes au sommet, et prennent grand soin, dans la définition des genres, de distinguer ces deux cas. Ils ont bien vu aussi, dans certains genres, l'atrophie, et, dans d'autres l'avortement complet d'une des loges de l'anthère, qui devient par là uniloculaire.

L'étude de ce premier type ne nous apprend donc pas grand'chose de nouveau, mais elle était nécessaire à l'intelligence du second.

2. *Type dithèque et ses principales modifications.* — C'est tout autrement que l'étamine est conformée dans les Scrofulaires (*Scrophularia*), genre type de la famille, dans les Molènes (*Verbascum*), les Celsies (*Celsia*), les Chénostomes

(1) Voy. sur ce point, Ph. van Tieghem, *Observations sur la structure et la déhiscence des anthères des Loranthacées, suivies de remarques sur la structure et la déhiscence des anthères en général* (Bulletin de la Société botanique de France, XLII, p. 363, 1895) et *Éléments de botanique*, 3e édition, I, p. 358, 1898.

(*Chænostoma*), les Manulées (*Manulea*), les Némésies (*Nemesia*), les Limoselles (*Limosella*) et bon nombre d'autres genres. Le filet s'y prolonge au sommet en un limbe arrondi et réniforme, dont le bord supérieur est entier, épaissi et creusé de deux sacs polliniques transversaux, plus ou moins arqués en fer à cheval. Les coupes longitudinales tangentielles montrent que ces sacs sont à tout âge simples et continus d'un bout à l'autre. Sur les coupes longitudinales médianes, on voit qu'ils n'ont ordinairement pas de sillon entre eux au dehors, mais sont séparés en dedans par une cloison, tantôt plane si leur section transverse est ovale, comme dans les Chénostomes, etc., tantôt fortement bombée de chaque côté si leur section transverse est arquée et semi-lunaire, comme dans les Molènes, les Celsies, les Scrofulaires, les Némésies, etc. Ils s'ouvrent, chacun pour son compte, de part et d'autre de la cloison, par deux fentes très rapprochées simulant une fente unique, qui est longitudinale pour eux, mais transversale pour l'étamine dont ils occupent le sommet.

En résumé, dans tous ces genres, l'anthère est basifixe, dressée, entière, dithèque à sacs transversaux.

Tel qu'on vient de le caractériser, ce second type a été jusqu'ici totalement méconnu comme tel par les botanistes descripteurs. Tous, en effet, s'accordent à décrire l'anthère des Molènes, des Scrofulaires, des Limoselles, des Chénostomes, etc., comme biloculaire à loges confluentes au sommet, ou, ce qui revient au même, comme uniloculaire par confluence apicale des deux loges. Suivant eux, ces divers genres ne différeraient donc pas, à ce point de vue, de ceux de notre premier type où, comme dans les Digitales, par exemple, les fentes qui ouvrent les deux paires de sacs confluent, en effet, en une seule au sommet. Il y a là, dans cette confluence supposée et qui n'existe pas, une erreur, qui est grave, puisqu'elle supprime la question, et que la présente Note a pour principal objet de dissiper. Qu'on ignore encore aujourd'hui comment est faite exacte-

ment l'anthère d'une Molène ou d'une Scrofulaire, c'est à peine croyable et c'est pourtant la vérité.

S'il est possible, comme nous allons maintenant l'essayer, de rattacher le second type au premier, ce sera par une voie bien différente et beaucoup plus indirecte.

3. *Comment le second type dérive du premier.* — Bien qu'il s'en montre, au premier abord, très différent, on peut se demander si le second type d'étamine ne pourrait pas tout de même être, de quelque façon, rattaché au premier. La famille des Scrofulariacées étant par ailleurs très homogène, il y a tout lieu de croire que les recherches dans ce sens aboutiront à un résultat satisfaisant.

A cet effet, rappelons d'abord l'existence, dans le premier type, d'un certain nombre de genres où, par avortement complet d'une moitié de l'anthère, l'étamine est devenue dithèque, à sacs longitudinaux disposés sur l'un des flancs du filet, ce qui la rend asymétrique et unilatérale.

Remarquons ensuite que, dans les Chénostomes, si les deux grandes étamines sont conformées comme il a été dit plus haut, il n'en est pas de même des deux petites. Celles-ci ont leur anthère rabattue latéralement sur le flanc du filet qui regarde l'étamine symétrique, de manière à ressembler aux étamines du premier type dont une moitié d'anthère a subi un avortement total.

D'autre part, si, dans les Molènes de la section Lychnite (*Lychnitis*), les cinq étamines ont toutes, en effet, l'anthère réniforme et terminale, dans les espèces de la section Thapse (*Thapsus*), les trois petites sont seules ainsi conformées, les deux grandes ayant leurs anthères situées latéralement sur les flancs en regard de leurs filets. Enfin, dans les Celsies, qui ne diffèrent, comme on sait, des Molènes que par l'avortement complet de l'étamine médiane, les deux grandes étamines ont aussi chacune, dans la fleur épanouie, leur anthère attachée latéralement sur le flanc du filet qui regarde l'étamine symétrique, tandis que, dans le bouton, le filet recourbe en dehors son extrémité, de manière que l'anthère

unilatérale, devenue ainsi réniforme, paraît portée transversalement à son sommet.

Plusieurs genres du second type offrent donc, dans une partie de leurs étamines, la conformation unilatérale et asymétrique qui caractérise, dans le premier type, les genres où une moitié de l'anthère a complètement avorté. Dès lors, pour ramener le second type au premier, il suffit d'admettre, d'abord que l'avortement de la moitié de l'anthère située sur le flanc externe du filet y est constant, puis que la moitié subsistante, attachée au flanc interne, remonte le long du filet pour s'établir transversalement à son sommet en forme de chapeau de gendarme, de manière à rendre à l'étamine tout entière sa symétrie bilatérale. Ce petit déplacement explique, en effet, à la fois le contour réniforme de l'anthère et la transversalité des deux sacs poliniques qu'elle renferme et de la double fente qui les ouvre.

Par ces deux modifications successives, le second type se trouverait donc dériver du premier, et la fleur reprendrait ainsi l'unité de composition que l'on doit s'attendre à y rencontrer dans toute famille aussi homogène que celle dont il est ici question.

4. *Application au groupement des genres.* — Après avoir distingué de la sorte les principales modifications de structure que subit l'étamine chez les Scrofulariacées, on peut se demander jusqu'à quel point il est possible de les utiliser pour le groupement des genres de cette famille.

Si l'on admet, comme il a été dit plus haut, que l'anthère réniforme à deux sacs transversaux dérive, par un avortement suivi de déplacement, d'une anthère à quatre sacs longitudinaux, il faudra tout d'abord mettre d'un côté tous les genres à anthère complète, de l'autre tous les genres à demi-anthère, que celle-ci soit longitudinale et unilatérale dans une étamine asymétrique, ou transversale et terminale dans une étamine redevenue symétrique. Les quelques genres où l'une des moitiés de l'anthère, plus petite que l'autre, est plus ou moins atrophiée, seront

maintenus dans le premier groupe, où ils feront transition vers le second.

La famille se trouvera partagée ainsi en deux sous-familles, qu'on pourra nommer respectivement les *Holanthérées*, à anthère entière complète, et les *Hémianthérées*, à anthère incomplète par avortement, à demi-anthère.

Chacun de ces groupes primordiaux pourra être ensuite subdivisé d'après le mode de séparation des deux sacs d'une paire, suivant qu'elle a lieu par un sillon externe ou par une cloison interne, et d'après la forme de la section transverse de chaque sac, suivant qu'elle est ovale ou arquée autour d'une bosse de tissu stérile. Ce qui donnera, pour chacun d'eux, quatre groupes secondaires. Dans chacun des groupes secondaires provenant du partage du premier groupe primordial, on pourra faire intervenir encore l'indépendance ou la confluence au sommet des doubles fentes longitudinales de déhiscence, ce qui en doublera le nombre.

Sans y insister davantage, il suffit d'avoir indiqué ici le principe de cette classification.

5. *Résumé.* — En résumé, chez les Scrofulariacées, et c'est ce qui fait, à ce point de vue, l'intérêt propre de cette vaste famille, l'étamine, tout en étant partout essentiellement tétrathèque, se présente, suivant les genres, sous trois aspects différents. Tantôt, et le plus souvent, elle est complète et à symétrie bilatérale. Tantôt, par simple avortement total d'une moitié de l'anthère, elle devient dithèque, à sacs polliniques longitudinaux situés tous deux du même côté du filet, ce qui la rend unilatérale et asymétrique. Tantôt, enfin, à ce même avortement s'ajoute un déplacement vers le haut de la demi-anthère subsistante, qui la rend terminale à sacs polliniques transversaux et restitue à l'étamine une nouvelle symétrie bilatérale.

6. *Il y a deux sortes d'étamines dithèques.* — Cette sorte de dithécie, provoquée par l'avortement total d'une des moitiés d'une anthère tétrathèque, qui rend l'étamine asymétrique,

se retrouve çà et là en dehors de la famille des Scrofulariacées, mais seulement, et l'on voit bien pourquoi, chez des plantes ayant, comme elles, la fleur zygomorphe. Les Sélagacées, par exemple, que certains auteurs incorporent, il est vrai, purement et simplement aux Scrofulariacées, l'offrent dans tous leurs genres. Elle est constante aussi dans les Marantacées et les Cannacées, parmi les Monocotylées. Ailleurs, on ne l'observe que dans certains genres, comme les Sauges (*Salvia*), par exemple, chez les Labiées. Mais nulle part, semble-il, on n'y rencontre ce déplacement consécutif de la demi-anthère subsistante, et ce retour de l'étamine à la symétrie bilatérale que nous ont offerts les Scrofulaires, les Molènes, etc., chez les Scrofulariacées.

Il faut d'ailleurs soigneusement éviter de confondre cette dithécie unilatérale avec une dithécie bien différente, qui caractérise plusieurs autres familles, comme les Épacridacées, les Asclépiadacées, etc., parmi les Stigmatées, comme les Abiétacées, etc., parmi les Astigmatées. Là, l'anthère ne produit réellement, de chaque côté de sa ligne médiane, qu'un seul sac pollinique, et l'étamine conserve, en conséquence, sa symétrie bilatérale. Là c'est une dithécie vraie, essentielle, primitive, et non une dithécie fausse, accidentelle, consécutive, comme celle dont il a été question dans ce qui précède.

Il ne suffit donc pas, pour caractériser sous ce rapport un genre, une tribu, une famille, de dire que l'étamine y est dithèque; il faut encore expliquer comment elle l'est, si elle l'est essentiellement, avec symétrie bilatérale, ou si elle l'est devenue par suite d'avortement partiel, avec unilatéralité et asymétrie.

STRUCTURE
DE L'OVULE DES CARICACÉES
ET PLACE DE CETTE FAMILLE DANS LA CLASSIFICATION

Par M. PH. VAN TIEGHEM.

Si, comme on le faisait naguère, on réunit toutes les Dicotylédones dipérianthées où la corolle est formée de pétales libres en un même groupe, sous le nom de *Dialypétales*, et toutes celles où la corolle est formée de pétales concrescents en un autre même groupe, sous le nom de *Gamopétales*, on est quelquefois bien embarrassé pour dire auquel de ces deux groupes se rattache une famille donnée. Mais nulle part cet embarras n'est plus grand que pour la petite famille des Caricacées, dont la place dans la Classification est, par suite, encore très incertaine et très discutée.

Les fleurs de ces plantes sont, comme on sait, unisexuées par avortement, avec diœcie. Mais, tandis que la fleur mâle a ses cinq pétales concrescents en un long tube, avec dix étamines en deux verticilles, concrescentes par leurs filets au tube de la corolle, la fleur femelle a ses cinq pétales entièrement libres. Ces plantes sont donc bien nettement des Gamopétales par l'individu mâle, et non moins nettement des Dialypétales par l'individu femelle. Auquel des deux faut-il donner la préférence?

En les incorporant aux Bixacées, comme Baillon en 1873, ou aux Passifloracées, comme Bentham et Hooker en 1867,

ou en les classant, avec des réserves et faute de mieux, à côté de cette dernière famille, comme A. de Candolle en 1861, Eichler en 1878 et M. Engler en 1893, la plupart des botanistes ont fait pencher la balance du côté de l'individu femelle et les ont considérées ainsi implicitement comme des Dialypétales.

Le premier, en 1876, Caruel a protesté contre cette manière de voir. Estimant que la dialypétalie de l'individu femelle résulte d'un arrêt de développement et que c'est l'individu mâle qui offre l'organisation florale typique, il a regardé ces plantes comme des Gamopétales et, dans ce groupe, il les a rapprochées des Diospyracées, qui ont, comme elles, les fleurs unisexuées avec diœcie et aussi, comme elles, l'androcée diplostémone (1). Plus tard, en 1889, M. de Solms, admettant que, dans la fleur femelle, les pétales sont unis à la base en un tube très court, ce qui est inexact, les a regardées, à son tour, comme de véritables Gamopétales et leur a trouvé, par cette gamopétalie, une certaine ressemblance avec les Cucurbitacées (2), analogie déjà indiquée sous d'autres rapports par divers botanistes depuis A.-L. de Jussieu, notamment par A. de Candolle en 1861, par Decaisne en 1868, par Eichler en 1878.

J'ai pensé que la structure de l'ovule, jusqu'ici négligée, pourrait, ici comme dans d'autres cas analogues, jeter quelque lumière sur les affinités encore si obscures de ces plantes, et c'est le résultat de cette étude qui fait l'objet de cette petite Note (3).

Les Caricacées comprennent actuellement cinq genres. Les Carices (*Carica* Linné) ont l'ovaire uniloculaire et les styles ramifiés au sommet. Les Mocinnes (*Mocinna* Ramirez) ont l'ovaire uniloculaire et les styles simples. Les Hémipapayers (*Hemipapaya* A. de Candolle, comme section) ont

1) Caruel, *Nuovo Giornale bot. italiano*, VIII, p. 26, 1876.

(2) Dans Engler et Prantl, *Natürl. Pflanzenfamilien*, III, 6 *a*, p. 98, 1893.

3) Résultat communiqué à la Réunion des naturalistes du Muséum le 24 juin 1902.

l'ovaire pluriloculaire et les styles ramifiés. Les Vasconcellées (*Vasconcellea* A. de Saint-Hilaire) ont l'ovaire pluriloculaire et les styles simples, avec les pétales de la corolle alternes aux sépales du calice, comme dans les trois genres précédents. Enfin, les Jaracaties (*Jaracatia* Marcgraf) (1) ont aussi l'ovaire pluriloculaire et les styles simples, mais avec pétales superposés aux sépales, disposition très rare, comme on sait (2).

Je n'ai pu étudier la structure de l'ovule que dans trois de ces genres (Carice, Mocinne et Vasconcellée), faute de matériaux vivants pour les deux autres.

Le pistil du Carice papayer (*Carica Papaya* Linné) se compose, comme on sait, de cinq carpelles alternes avec les pétales, largement ouverts et concrescents bord à bord en un ovaire uniloculaire, surmonté de cinq styles libres, divisés au sommet en plusieurs branches stigmatifères. Les bords concrescents et très peu saillants des carpelles forment cinq larges placentes pariétaux, tout couverts d'un très grand nombre d'ovules anatropes, attachés par de gros et longs funicules.

L'ovule est formé d'un nucelle très épais, qui persiste tout entier au moment de la formation de l'œuf, et de deux téguments, distincts dans toute leur longueur et sensiblement de même épaisseur, comptant l'un et l'autre six à huit

(1) On écrit partout *Jacaratia* Marcgraf. C'est une faute. Ce genre a été décrit, en 1648, sous le nom de *Jaracatia*, que lui donnent les Brésiliens, par George Marcgraf, de Liebstad, dans son *Historiæ rerum naturalium Brasiliæ libri octo*, p. 128 (avec une figure dans le texte, p. 129). Il doit donc bien être nommé *Jaracatia*. Endlicher, en 1840 (*Genera*, p. 933), a écrit correctement ce nom. La faute a été faite postérieurement, par A. de Candolle, semble-t-il, en 1864. Elle a été rectifiée déjà dans l'*Index Kewensis*, en 1893 (p. 1249), mais seulement d'après Endlicher, sans remonter, comme je l'ai fait, au texte original.

(2) Dans sa monographie du *Prodromus* (XV, 1, p. 413, 1864), A. de Candolle ne reconnaît dans la famille que les trois genres *Carica*, *Vasconcellea* et *Jaracatia*; il ne distingue les *Hemipapaya* que comme section des *Vasconcellea*. Dans la *Flora brasiliensis* (fasc. CVI, p. 175, 1889). M. de Solms-Laubach n'en distingue même que deux : *Carica* et *Jaracatia*; il rattache les *Hemipapaya* et les *Vasconcellea* comme sections au genre *Carica*. Le genre *Mocinna* était encore inconnu à ces deux monographes.

assises cellulaires. A la chalaze, la méristèle du raphé passe dans le tégument interne et s'y ramifie en patte d'oie dans toute la large surface d'insertion du nucelle, sans toutefois la dépasser en remontant plus haut.

Cette pénétration des méristèles dans le tégument interne est un fait très rare, comme on sait. On ne le connaît bien jusqu'ici que chez les Euphorbiacées. Je l'ai observé aussi chez les Magnoliacées vraies, c'est-à-dire les Magnoliers (*Magnolia* Linné) et les Liriodendres (*Liriodendron* Linné). On en voit ici un troisième exemple. Cette vascularisation est d'une haute importance au point de vue de la valeur morphologique qu'il convient d'attribuer au tégument interne. Elle montre, en effet, que ce tégument n'est pas seulement un poil différencié, comparable à l'indusie des Fougères, par exemple, comme on l'a cru longtemps, mais bien un véritable dédoublement du tégument externe, perpendiculaire à son plan; en un mot, une ligule de ce tégument, ainsi que je l'ai indiqué dans un récent mémoire (1).

Au micropyle, le tégument interne recouvre le sommet du nucelle et il est recouvert à son tour par le tégument externe, dans l'orifice duquel il enfonce son sommet. Le tube pollinique a donc ici à traverser successivement l'exostome et l'endostome pour accéder au nucelle. Au-dessus du hile, le funicule forme, du côté du micropyle, une protubérance qui recouvre l'exostome d'une sorte d'obturateur.

A sa base même, immédiatement au-dessus de la palmure vasculaire, le nucelle a une hypostase large, mince et plate, en forme d'assiette. A son sommet, l'épiderme s'épaissit et recloisonne plusieurs fois ses cellules tangentiellement. Séparé de cet épiderme composé par une épaisse calotte, le prothalle femelle est cylindrique et normalement conformé.

En un mot, l'ovule du Carice papayer est perpariété bitegminé et dipore.

Dans la Mocinne hétérophylle (*Mocinna heterophylla* Ra-

(1) Ph. van Tieghem, *L'œuf des plantes considéré comme base de leur classification* (Ann. des Sc. nat., 8e série, Bot., XIV, p. 290, 1901).

mirez), dont les fleurs femelles, récoltées au Mexique et conservées dans le formol, ont été obligeamment mises à ma disposition par M. Diguet, le pistil forme à sa base cinq grosses cornes en correspondance avec les cinq placentes, épipétales par conséquent, qui, en pressant sur la base des pétales, y déterminent autant de poches, et le fruit porte à sa base cinq épines qui résultent du développement des cinq cornes de l'ovaire.

L'ovaire est uniloculaire, surmonté de cinq styles simples, et renferme sur ces cinq placentes pariétaux, larges et très peu saillants, un grand nombre d'ovules anatropes horizontaux à raphé inférieur, hyponastes par conséquent. L'ovule est conformé essentiellement comme dans les Carices, et le tunicule y forme aussi une lame recouvrant le micropyle. Il y a pourtant deux différences. D'abord, la méristèle du raphé, après avoir pénétré dans le tégument interne et s'y être ramifié sous la chalaze, prolonge ici ses branches plus ou moins haut dans la partie libre, au-dessus de la surface d'insertion du nucelle. Ensuite, l'hypostase est située ici plus haut dans le nucelle, directement sous le prothalle femelle ; en outre, elle est plus étroite, plus épaisse et plus creuse, en forme de cupule. La portion du nucelle comprise entre la chalaze et l'hypostase persiste dans la graine et y forme, sous l'albumen, un périsperme rudimentaire (1).

Dans les Vasconcellées, le pistil est formé de cinq carpelles fermés et concrescents en un ovaire quinquéloculaire, surmonté de cinq styles simples. Dans la région inférieure, les cloisons sont non seulement soudées, mais concrescentes au centre ; dans la région supérieure, elles se séparent au centre et vont en s'écartant de plus en plus. Elles sont munies de méristèles, dont les marginales sont, dans la région inférieure de l'ovaire, disposées en cercle dans le massif central de concrescence, avec leur liber en dehors et

(1) Voy. sur ce point : Ph. van Tieghem, *L'hypostase dans le fruit et dans la graine* (Bulletin du Muséum, VIII, p. 45, janvier 1902) et *Sur l'hypostase* (Ann. des Sc. nat., 8e série, Bot., XVII, p. 359, 1903).

leur bois en dedans, de manière à simuler une stèle. Ce n'est pourtant pas sur les bords des carpelles que sont portés les ovules ; ils naissent, les uns en une rangée longitudinale dans l'angle formé par la cloison avec la paroi externe, les autres sur la cloison même, en une seconde rangée longitudinale, peu distante de la première. Ce mode de placentation latérale n'est pas sans rappeler celui des Crucifères, et il faut, ici comme chez les Crucifères, éviter avec soin l'erreur très répandue, qui consiste à dire *fausses* les cloisons, qui résultent, ici comme partout ailleurs où on les dit *vraies*, de la fermeture des carpelles (1).

Dans la V. quercifoliée (*V. quercifolia* A. de Saint-Hilaire), cultivée dans les serres sous le nom de *V. hastæfolia* Hort. ou de *V. hastata* Caruel, l'ovule est conformé comme dans le Carice papayer, avec méristèles du tégument interne limitant leurs branches à la surface d'insertion du nucelle et hypostase plate et large, située à la base même du nucelle. Le tégument externe est ici un peu moins épais que l'interne, n'ayant que cinq assises cellulaires, tandis que l'autre en a huit à dix.

La V. grêle (*V. gracilis* [Regel] v. T.) offre dans son ovule un caractère singulier. Plein dans le jeune âge, le sommet du nucelle se creuse plus tard, par destruction des cellules terminales, d'une cavité qui n'intéresse, semble-t-il, que l'épiderme recloisonné, en laissant subsister au-dessous d'elle l'épaisse calotte qui la sépare du prothalle femelle. Cette cavité rappelle ce qu'on a appelé la *chambre pollinique* dans le nucelle de diverses Astigmatées. L'érosion qui l'a produite se propage en haut sur les bords de l'endostome, qui s'élargit d'autant, mais sans en atteindre le sommet. Il en résulte une poche ovoïde, remplie d'un liquide hyalin mucilagineux, logée mi-partie dans le sommet du nucelle, mi-partie dans le tégument interne.

A diverses reprises, j'ai vu un tube pollinique, après avoir

(1) Voy. sur ce point : Ph. van Tieghem, *Sur les prétendues affinités des Crucifères et des Papavéracées* (Bulletin du Muséum, VI, p. 75, 1900).

traversé l'exostome, venir appuyer son extrémité, dilatée en forme de pied ou de marteau, au sommet de cette poche, sans s'avancer plus loin, comme s'il devait y déverser directement ses deux anthérozoïdes. S'il en était ainsi, ceux-ci auraient à traverser ensuite non seulement le liquide de la poche, mais encore l'épaisseur de tissu qui sépare la poche du prothalle femelle. Il y a donc lieu de faire, sur ce point et dans cette direction, une série de recherches, qui pourraient être très intéressantes et qui n'offriraient peut-être pas de grandes difficultés, la plante fleurissant fréquemment dans nos serres.

En résumé, si l'on met à part la disposition spéciale observée dans la Vasconcellée grêle, l'ovule offre, dans toutes les Caricacées, la même constitution. Partout il est anatrope, perpariété, bitegminé, dipore, à tégument interne vascularisé.

La plupart des Gamopétales ont, comme on sait, l'ovule tout autrement conformé ; il y est transpariété unitegminé. La plupart des Dialypétales ont, au contraire, l'ovule pareillement conformé, c'est-à-dire perpariété bitegminé. Il semble donc que les Caricacées doivent être considérées plutôt comme des Dialypétales que comme des Gamopétales, et que ce soit l'individu femelle, mieux que l'individu mâle, qui en indique les véritables affinités.

Pourtant, il y a quelques Gamopétales où l'ovule est transpariété bitegminé, comme les Primulacées, les Diospyracées, etc. ; ce n'est évidemment pas de ce côté que les Caricacées peuvent prendre place, ce qui écarte l'affinité avec les Diospyracées, indiquée par Caruel. Mais il y en a aussi quelques autres, en moindre nombre encore, où il est perpariété bitegminé, notamment les Achariacées, les Cucurbitacées, etc. A les considérer comme des Gamopétales, c'est donc du côté de ces deux familles que les Caricacées viendraient se classer.

D'autre part, si on les regarde comme des Dialypétales, c'est dans la grande masse de ces plantes, où l'ovule est

perpariété bitegminé, qu'elles viendraient se ranger, et comme l'androcée y est diplostémone et l'ovaire supère, on devrait les classer dans l'alliance des Géraniales. Là, tandis que leur placentation toujours pariétale les ferait ranger à côté des Moringacées et des Canellacées, leur remarquable appareil laticifère et l'unisexualité de leurs fleurs leur assureraient une place à part.

Mais cette division en Gamopétales et Dialypétales doit être aujourd'hui rejetée au second plan, et c'est autrement, croyons-nous, qu'il faut aborder le problème.

D'après la manière dont le carpelle s'y comporte par rapport à la macrodiode et au prothalle femelle qu'elle engendre par sa germination sur place, la classe des Dicotylédones, ou Homoudiodées, se partage, comme on sait, d'abord en deux sous-classes, puis en sept ordres (1). C'est à l'ordre des Perpariétées bitegminées que les Caricacées se rattachent incontestablement. Cet ordre est composé en très grande majorité d'Apérianthées, d'Apétales supérovariées et inférovariées, et surtout de Dialypétales supérovariées et inférovariées. Mais il renferme aussi quelques Gamopétales, les unes à ovaire supère (Salvadoracées, Plombagacées, Achariacées), formant l'alliance des Plombagales, les autres à ovaire infère (Cucurbitacées), formant l'alliance des Cucurbitales. A cause de leur gamopétalie partielle, c'est parmi celles-ci que les Caricacées prendront place, et comme elles ont l'ovaire supère, c'est dans l'alliance des Plombagales qu'on les classera. Dans cette alliance, par l'unisexualité des fleurs et la placentation pariétale, c'est à côté des Achariacées qu'elles se rangeront, et c'est aussi la place que je leur ai assignée dans ma récente Classification générale (2).

Elles en diffèrent encore beaucoup, il est vrai, notamment par leur appareil laticifère, par la dialypétalie de l'individu

(1) Ph. van Tieghem, *L'œuf des plantes* (*loc. cit.*, p. 291, 313, 314 et 322, 1891).

(2) Ph. van Tieghem, *Loc. cit.*, p. 341, 1901.

femelle et par l'androcée diplostémone. C'est seulement la preuve qu'elles constituent, quelque place qu'on leur assigne dans l'ensemble, une famille bien distincte, bien précieuse aussi, puisqu'elle apporte à la Science générale plusieurs contributions intéressantes.

En terminant, remarquons que cette place attribuée, en définitive, aux Caricacées, concilie les vues des botanistes qui leur trouvaient des affinités avec les Passifloracées, puisque les Achariacées faisaient naguère partie de cette famille, et de ceux qui leur trouvaient des ressemblances avec les Cucurbitacées, tout pres desquelles elles sont maintenant rangées.

TABLE DES MATIÈRES

CONTENUES DANS CE VOLUME

Recherches sur l'acidité végétale, par M. A. Astruc..... 1
Recherches sur les plantes à bourgeons radicaux, par M. M. Dubard.. 109
Les types des auxospores chez les Diatomées et leur évolution, par M. C. Mereschkowsky..... 225
Recherches anatomiques sur les Borraginées, par M. H. Jodin..... 263
Sur l'Hypostase, par M. Ph. Van Tieghem..... 347
Structure de l'étamine chez les Scrofulariacées, par M. Ph. Van Tieghem..... 363
Structure de l'ovule des Caricacées et place de cette famille dans la Classification, par M. Ph. Van Tieghem..... 373

TABLE DES PLANCHES

ET FIGURES DANS LE TEXTE CONTENUES DANS CE VOLUME

Planches I à IV. — Structure des plantes à bourgeons radicaux.
Planches V à IX. — Structure des Borraginées.
Figures dans le texte 1 à 4. — Plantes à bourgeons radicaux.
Figures dans le texte 1 à 20. — Auxospores des Diatomées.
Figures dans le texte 1 à 28. — Structure des Borraginées.

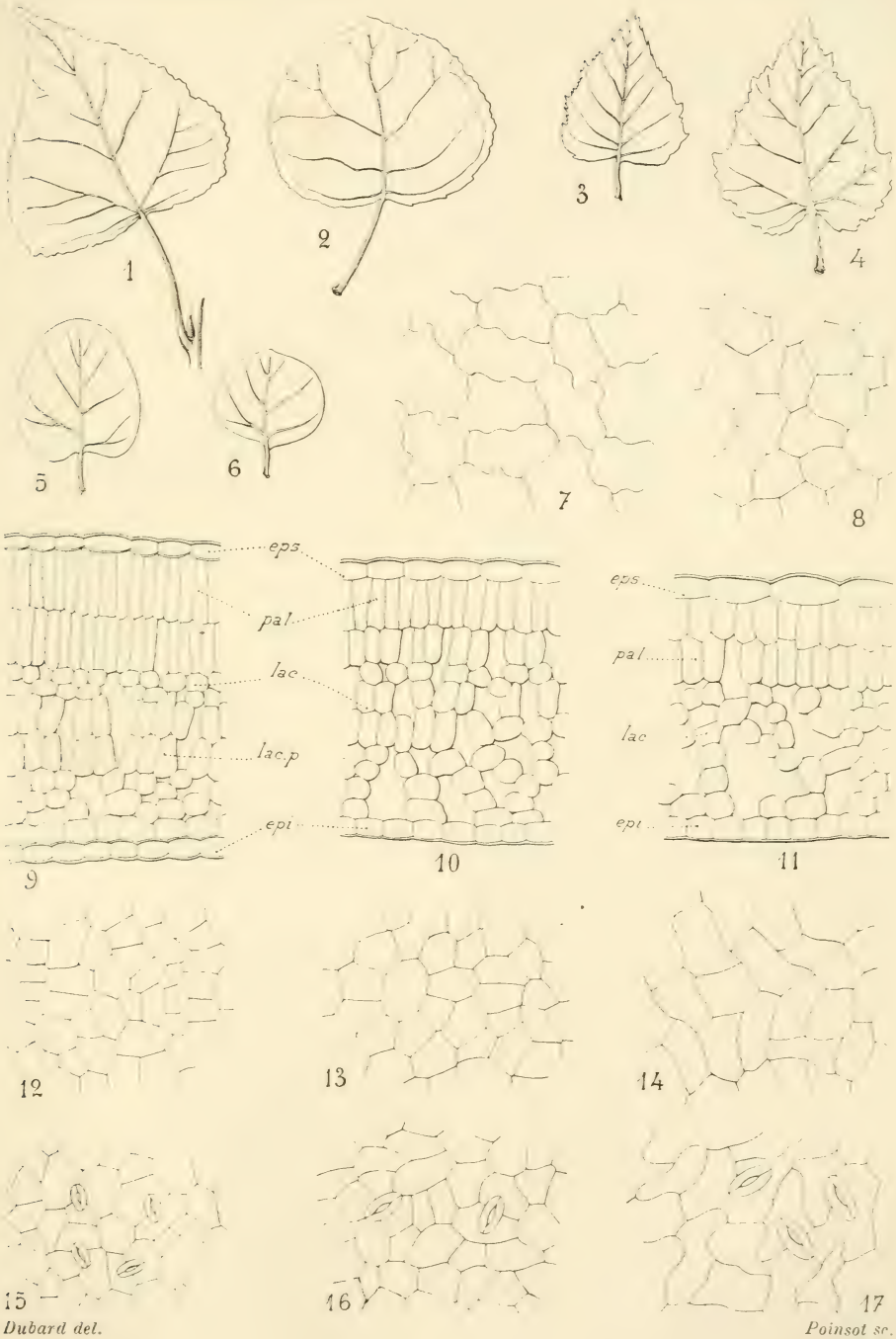
TABLE DES ARTICLES

PAR NOMS D'AUTEURS

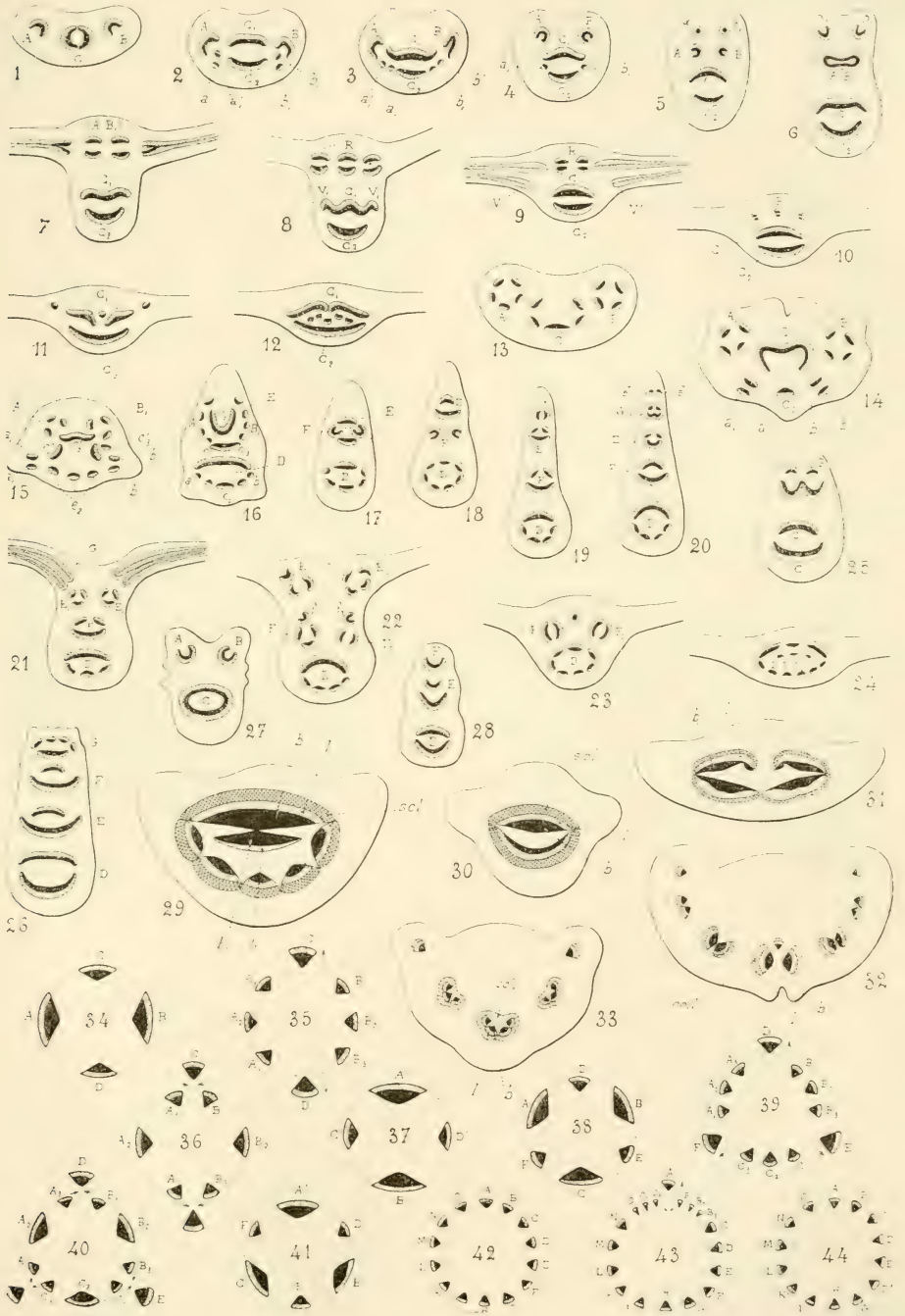
Astruc (A.). — Recherches sur l'acidité végétale..... 1
Dubard (M.). — Recherches sur les plantes à bourgeons radicaux.... 109
Jodin (H.). — Recherches anatomiques sur les Borraginées..... 263
Mereschkowsky (C.). — Les types des auxospores chez les Diatomées et leur évolution..... 225
Tieghem (Ph. Van). — Sur l'Hypostase..... 347
Tieghem (Ph. Van). — Structure de l'étamine chez les Scrofulariacées. 363
Tieghem (Ph. Van). — Structure de l'ovule des Caricacées et place de cette famille dans la Classification..... 373

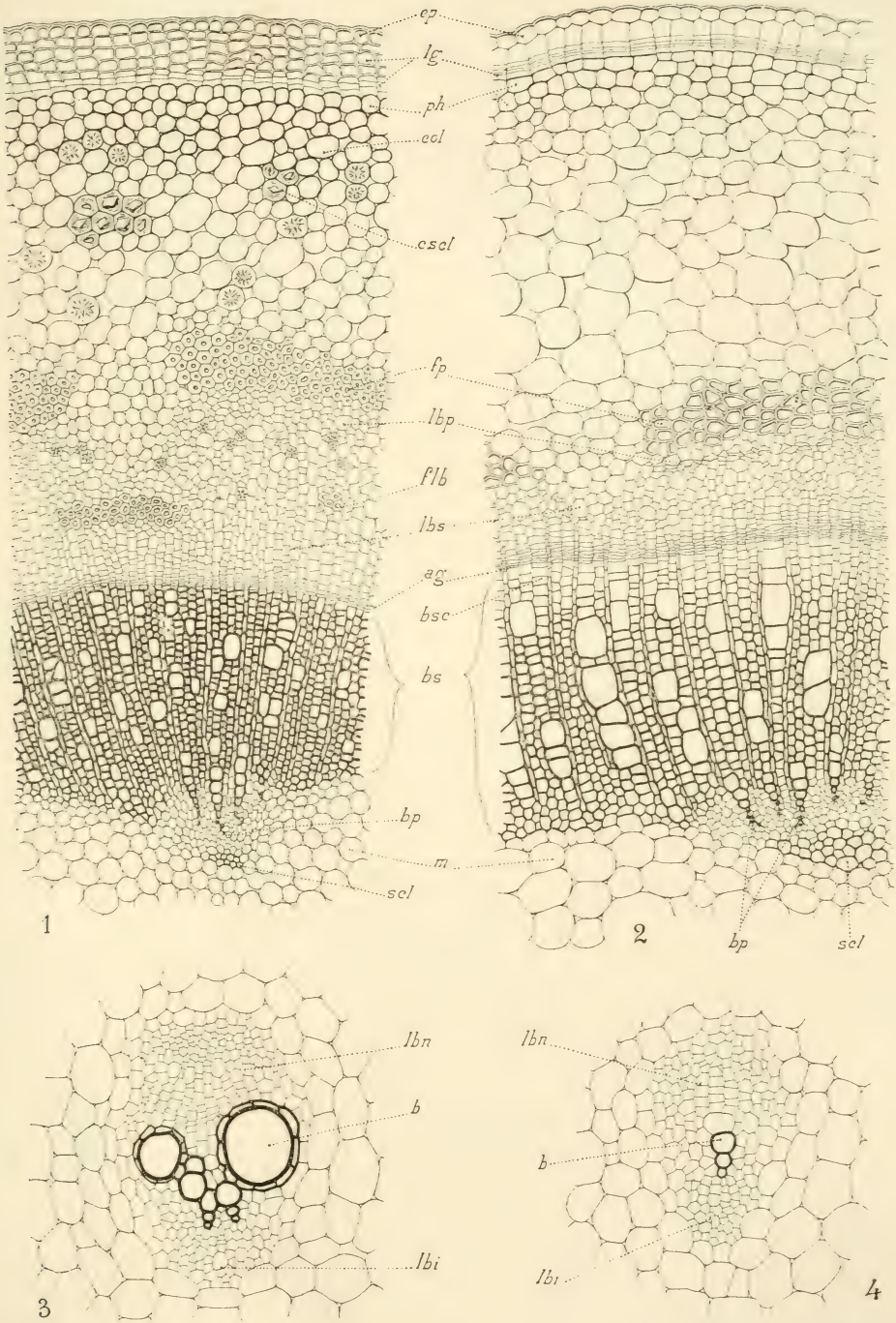
Corbeil. Imprimerie Éd. Crété.

Dubard del. *Poinsot sc.*



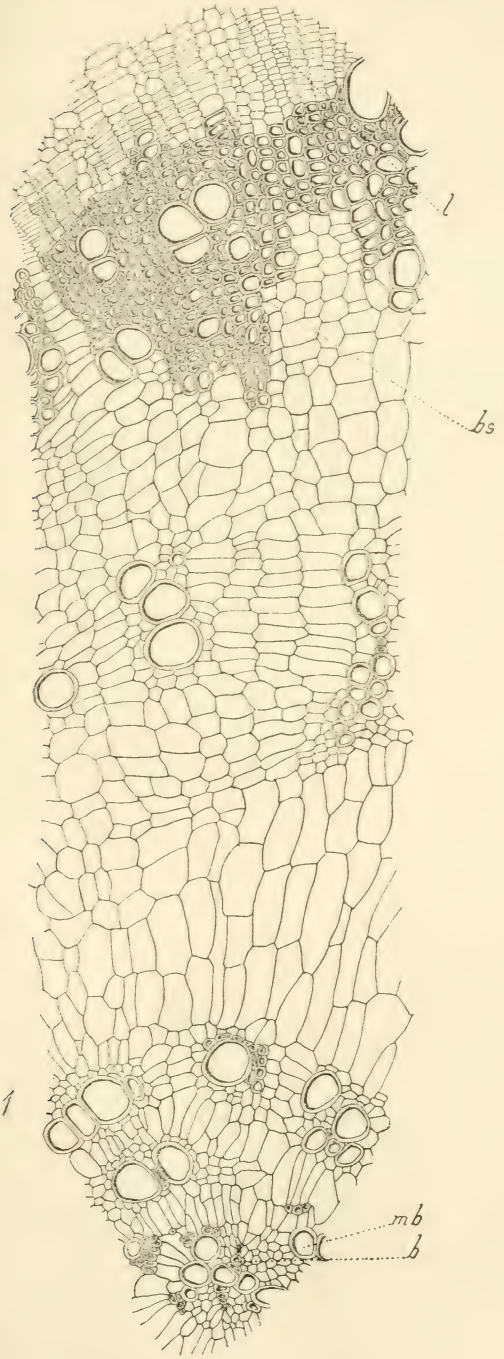
Dubard del. *Poinsot sc.*

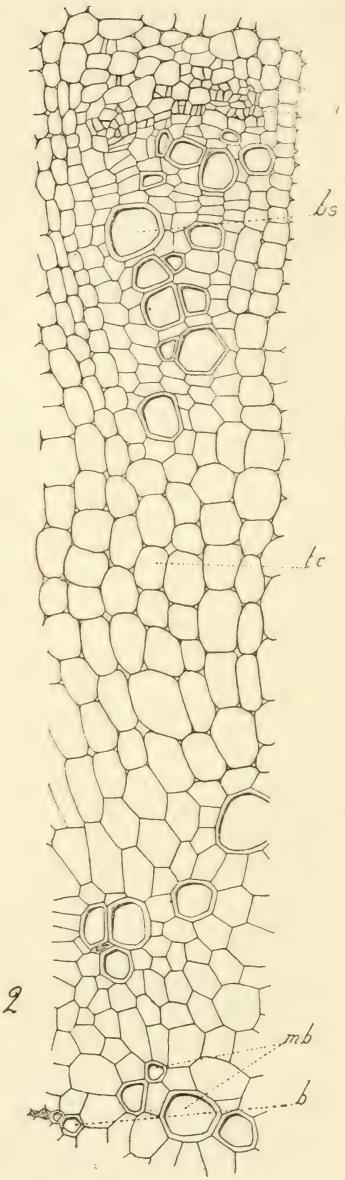




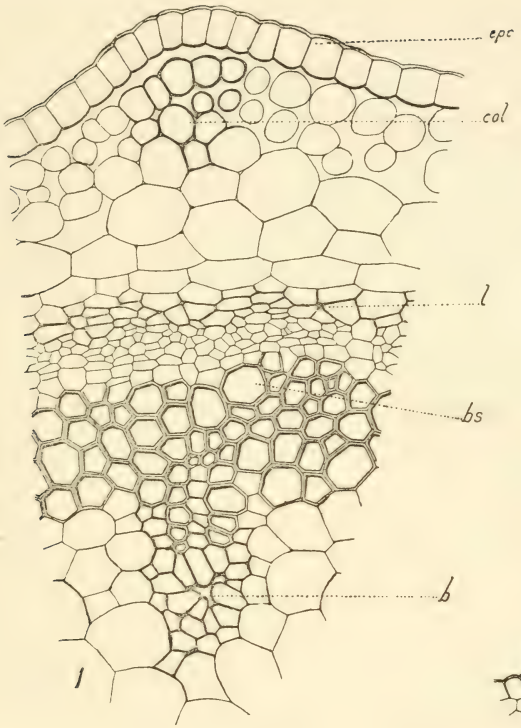
Dubard del. *Poinsot sc.*

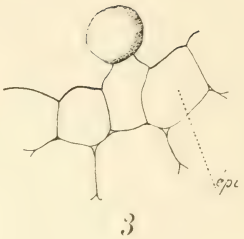
Jodin del.

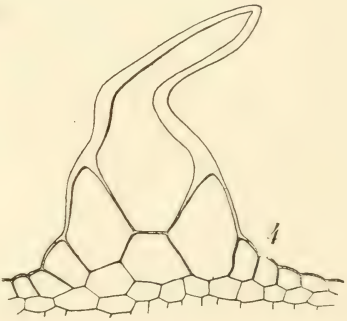


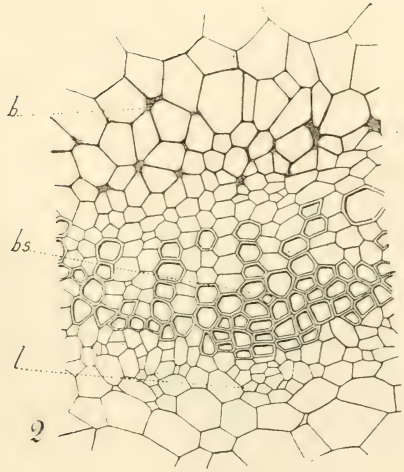


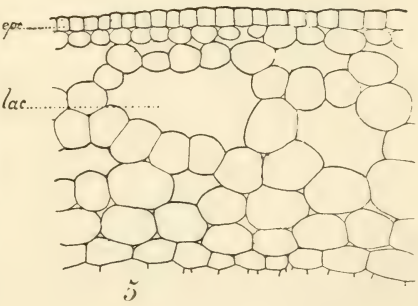
Jodin del.



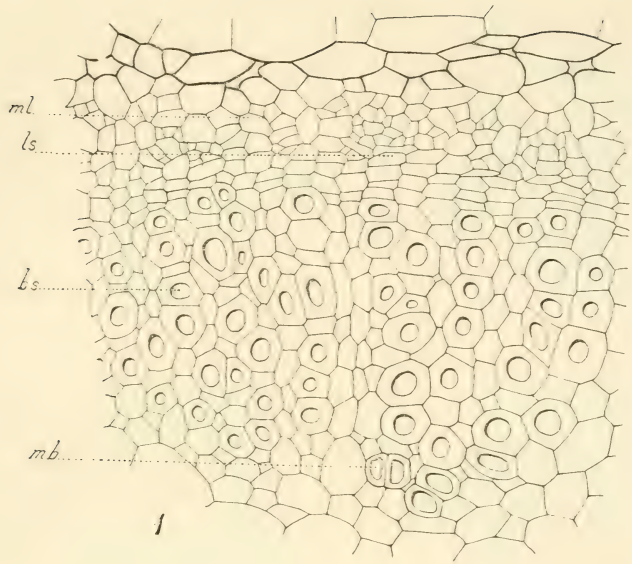


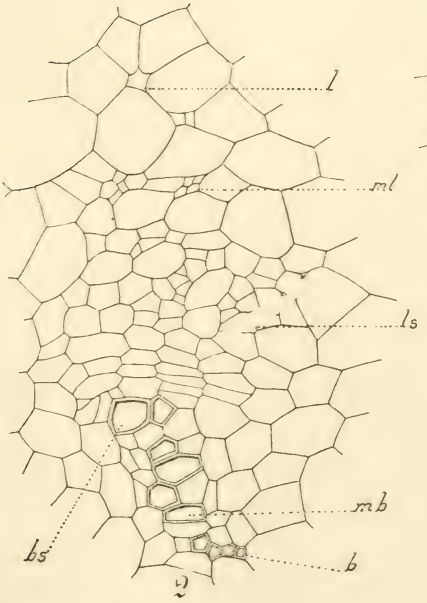


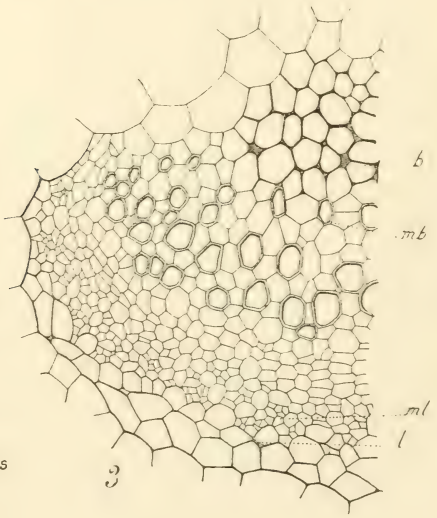




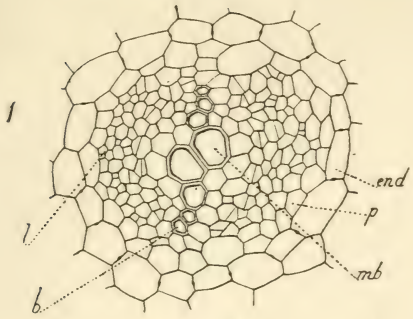
Jodin del.

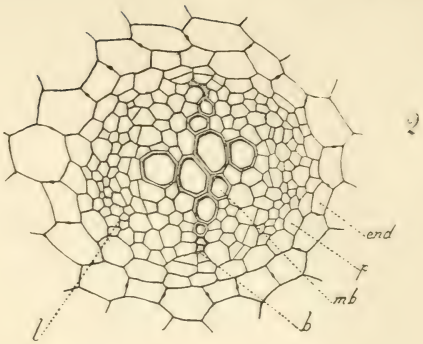


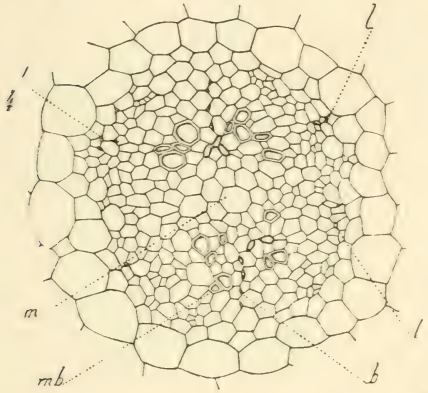


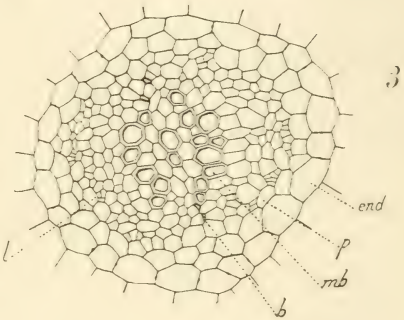


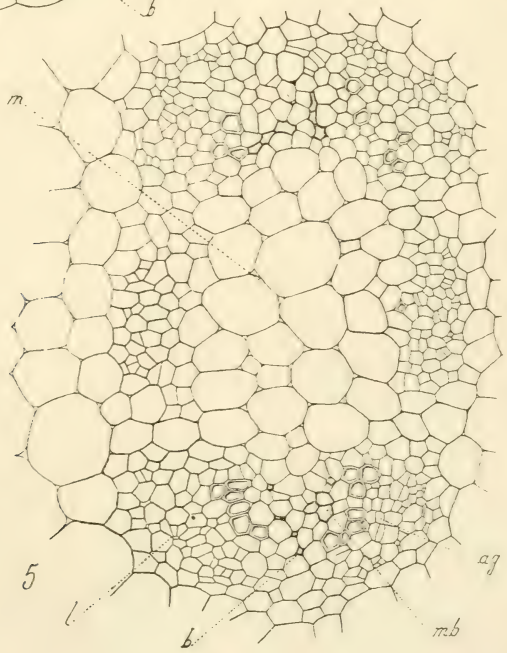
Jodin del.











Jodin del.

MASSON ET Cie, ÉDITEURS

LIBRAIRES DE L'ACADÉMIE DE MÉDECINE — 120, BOULEVARD SAINT-GERMAIN, PARIS (VIe).

TRAITÉ DE ZOOLOGIE

PAR

EDMOND PERRIER

Membre de l'Académie des Sciences et de l'Académie de Médecine.
Directeur du Muséum d'Histoire naturelle de Paris.

Vient de paraître

FASCICULE VI : **POISSONS**

1 volume grand in-8 de 370 pages avec 206 figures..... **10** fr.

Vient de paraître

ABRÉGÉ DE GÉOLOGIE

PAR

A. DE LAPPARENT

Membre de l'Institut, professeur à l'École libre des Hautes-Études.

CINQUIÈME ÉDITION

Entièrement refondue et augmentée de 120 pages, avec esquisses des anciennes mers.

1 volume in-16 de 424 pages avec 157 figures dans le texte et une carte géologique de la France en chromolithographie, cartonné toile..... **4** fr.

Vient de paraître

ÉTUDES
SUR
LA NATURE HUMAINE

ESSAI DE PHILOSOPHIE OPTIMISTE

PAR

ÉLIE METCHNIKOFF

Professeur à l'Institut Pasteur.

1 volume in-8 broché, avec figures dans le texte ..... **6** fr.

TABLE DES MATIÈRES

CONTENUES DANS CE CAHIER

Recherches anatomiques sur les Borraginées, par M. H. Jodin. 273

Sur l'Hypostase, par M. Ph. Van Tieghem 347

Structure de l'étamine chez les Scrofulariacées, par M. Ph. Van Tieghem 363

Structure de l'ovule des Caricacées et place de cette famille dans la Classification, par M. Ph. Van Tieghem 373

Table des matières contenues dans le tome XVII 383

Table des planches et des figures dans le texte contenues dans le tome XVII 383

Table des articles par noms d'auteurs 384

5974-99 — Corbeil. Imprimerie Ed. Crété.

ANNALES

DES

SCIENCES NATURELLES

HUITIÈME SÉRIE

BOTANIQUE

CORBEIL. — IMPRIMERIE ÉD. CRÉTÉ.

ANNALES

DES

SCIENCES NATURELLES

HUITIÈME SÉRIE

BOTANIQUE

COMPRENANT

L'ANATOMIE, LA PHYSIOLOGIE ET LA CLASSIFICATION
DES VÉGÉTAUX VIVANTS ET FOSSILES

PUBLIÉE SOUS LA DIRECTION DE

M. PH. VAN TIEGHEM

TOME XVIII

PARIS
MASSON ET C^ie^, ÉDITEURS
LIBRAIRES DE L'ACADÉMIE DE MÉDECINE
120, BOULEVARD SAINT-GERMAIN

1903

Droits de traduction et de reproduction réservés.

ANNALES

DES

SCIENCES NATURELLES

HUITIÈME SÉRIE

BOTANIQUE

COMPRENANT

L'ANATOMIE, LA PHYSIOLOGIE ET LA CLASSIFICATION DES VÉGÉTAUX VIVANTS ET FOSSILES

PUBLIÉE SOUS LA DIRECTION DE

M. PH. VAN TIEGHEM

TOME XVIII. — Nos 1 à 3

PARIS
MASSON ET Cie, ÉDITEURS
LIBRAIRES DE L'ACADÉMIE DE MÉDECINE
120, Boulevard Saint-Germain

1903

PARIS, 30 FR. — DÉPARTEMENTS ET ETRANGER, 32 FR.
Ce cahier a été publié en Juin 1903.

BOTANIQUE

Publiée sous la direction de M. Ph. Van Tieghem.

L'abonnement est fait pour 2 volumes, chacun d'environ 400 pages, avec les planches et les figures dans le texte correspondant aux mémoires.

Ces volumes paraissent en plusieurs fascicules dans l'intervalle d'une année.

Les tomes I à XVII sont complets.

ZOOLOGIE

Publiée sous la direction de M. Edmond Perrier.

L'abonnement est fait pour 2 volumes, chacun d'environ 400 pages, avec les planches correspondant aux mémoires.

Ces volumes paraissent en plusieurs fascicules dans l'intervalle d'une année.

Les tomes I à XVI sont complets.

Prix de l'abonnement à 2 volumes :

Paris : 30 francs. — Départements et Union postale : 32 francs.

ANNALES DES SCIENCES GÉOLOGIQUES

Dirigées, pour la partie géologique, par M. Hébert, et pour la partie paléontologique, par M. A. Milne-Edwards.

Tomes I à XXII (1879 à 1891). Chaque volume ..... 15 fr.

Cette publication est désormais confondue avec celle des *Annales des Sciences naturelles*.

Prix des collections.

Première série (Zoologie et Botanique réunies), 30 vol.		(*Rare*
Deuxième série (1834-1843).	Chaque partie 20 vol.	250 fr.
Troisième série (1844-1853).	Chaque partie 20 vol.	250 fr.
Quatrième série (1854-1863).	Chaque partie 20 vol.	250 fr.
Cinquième série (1864-1874).	Chaque partie 20 vol.	250 fr.
Sixième série (1875 à 1884).	Chaque partie 20 vol.	250 fr.
Septième série (1885 à 1894).	Chaque partie 20 vol.	300 fr.
Géologie, 22 volumes.		330 fr.

NOUVELLES OBSERVATIONS

SUR

LES OCHNACÉES

Par PH. VAN TIEGHEM.

Depuis la publication dans ce Recueil, en décembre 1902, de mon Mémoire *Sur les Ochnacées* (1), j'ai poursuivi mes recherches sur cette famille dans le but de porter la lumière sur plusieurs points demeurés alors dans l'ombre, faute de renseignements ou de matériaux suffisants. Les résultats ainsi obtenus ont été consignés dans plusieurs Notes préliminaires (2). Je les rassemble ici, en les disposant d'après la classification adoptée dans la Partie spéciale de mon Mémoire et en conservant à chacun des genres intéressés le numéro d'ordre sous lequel il y a été inscrit.

Ils m'ont conduit à distinguer, en définitive, cinquante et une espèces nouvelles et quatre genres nouveaux.

Toutes ces formes appartiennent à la sous-famille des Ochnoïdées.

La tribu des Ouratéées acquiert ainsi, dans sa sous-tribu

(1) Ph. van Tieghem, *Sur les Ochnacées* (Ann. des Sc. nat., 8e série, Bot., XVI, p. 161, 1902).

(2) Ph. van Tieghem, *Sur une Ouratée de l'Ascension* (Bull. du Muséum, VIII, p. 614, 1902). — *Proboscelle, genre nouveau d'Ochnacées* (Journal de Bot., XVII, p. 1, janvier 1903). — *Quelques espèces nouvelles d'Ochnacées, 1re partie* (Bull. du Muséum, IX, p. 30, janvier 1903); *2e partie* (*Ibid.*, p. 73, février 1903); *3e partie* (*Ibid.*, p. 156, mars 1903). — *Biramelle et Pléopétale, deux genres nouveaux d'Ochnacées* (Journal de Bot., XVII, p. 96, mars 1903).

néogée des Orthospermées, deux Ouratées, trois Plicouratées et une Trichouratée nouvelles, et dans sa sous-tribu paléogée des Campylospermées, vingt-cinq Campylospermes, trois Campylocerques, deux Cercinies et trois Cercanthèmes nouveaux. En tout, trente-neuf espèces nouvelles, réparties entre sept genres anciens.

De son côté, la tribu des Ochnées reçoit, dans sa sous-tribu des Rectiséminées, d'abord un Polythèce et trois Disclades nouveaux, puis les quatre genres nouveaux, représentés ensemble par huit espèces, dont quatre nouvelles.

Mais il y a autre chose encore.

Trois mois environ après la publication de mon Mémoire, exactement le 13 mars 1903, a paru sur les Ochnacées un travail de M. Gilg, purement descriptif, il est vrai, et limité aux espèces du continent africain, mais très important par le grand nombre de formes spécifiques nouvelles de cette région qui s'y trouvent décrites (1).

Quelques-unes ont été déjà antérieurement distinguées, caractérisées et classées par moi dans leurs genres respectifs; elles devront, en conséquence, conserver le nom que je leur ai assigné, celui de M. Gilg passant aux synonymes. Pour les autres, ayant le regret de n'avoir pas encore pu les étudier par moi-même, je devrai me borner ici à les répartir entre mes genres, d'après les caractères fournis par la description de l'auteur et autant que cette description, souvent fort incomplète, me permettra de le faire avec certitude. Chez aucune de ces espèces, en effet, M. Gilg n'indique la conformation du fruit, de la graine et de l'embryon, qui subit, comme je l'ai montré, de remarquables modifications dans cette famille et fournit ainsi de précieux caractères pour la définition et le groupement des genres. Si l'on veut voir clair, il faut pourtant ne pas fermer les yeux à la lumière.

(1) Gilg, *Ochnaceæ africanæ* (Bot. Jahrbücher für Syst., XXXIII, p. 231, 1903). — L'auteur se borne au continent africain, sans faire aucune mention des espèces de Madagascar, de Maurice et des autres îles.

Comme je l'ai expliqué au début de mon Mémoire (1), M. Gilg donne à la famille des Ochnacées, et lui maintient encore aujourd'hui, une extension beaucoup trop grande et que j'ai montrée inadmissible désormais. Il y comprend, en effet, à titre de tribus, cinq groupes, dont deux seulement, savoir les Ouratéées et les Elvasiées, constituent pour moi la famille tout entière. De ces deux groupes, le premier, où il continue à ne vouloir reconnaître que les trois genres primitifs *Ouratea*, *Ochna* et *Brackenridgea*, est seul représenté en Afrique ; c'est donc entre ces trois genres qu'il distribue toutes les espèces.

Dans le genre *Ouratea*, il en énumère cinquante-deux, dont trente-deux nouvelles. D'après la nervation de la feuille, il les répartit entre les deux sections *Calophyllæ* et *Reticulatæ* de M. Engler, la première en comptant douze, dont huit nouvelles, la seconde quarante, dont vingt-quatre nouvelles. Toutes les espèces de la première section sont des Rhabdophylles (*Rhabdophyllum* v. T.). A l'exception de quatre, savoir : l'*O. Duparquetiana* Baillon, qui est un Diphyllanthe (*Diphyllanthus* v. T.), l'*O. Zenkeri* Engler, qui est un Diphyllopode (*Diphyllopodium* v. T.), l'*O. Mannii* (Oliver) Engler, qui est un Notocampyle (*Notocampylum* v. T.) et l'*O. elongata* (Oliver) Engler, qui est un Spongopyrène (*Spongopyrena* v. T.), comme on l'a vu dans mon Mémoire, toutes les espèces de la seconde section appartiennent, les unes au nombre de vingt-quatre, où l'inflorescence est une panicule, au genre Monélasme (*Monelasmum* v. T.), les autres, au nombre de douze, où l'inflorescence est une queue, au genre Exomicre (*Exomicrum* v. T.). Tous ces genres font partie, comme on sait, de la sous-tribu des Campylospermées, la sous-tribu des Orthospermées, avec le genre Ouratée restreint qui en est le type, étant localisée en Amérique.

Dans le genre *Ochna*, M. Gilg énumère cinquante-sept es-

(1) *Loc. cit.*, p. 162.

pèces, dont vingt-trois nouvelles. D'après la déhiscence longitudinale ou poricide de l'anthère, il les répartit entre les deux sections *Schizanthera* et *Diporidium* de M. Engler, la première en comptant vingt-quatre, dont onze nouvelles, la seconde trente-trois, dont douze nouvelles. Les espèces de la première section se partagent entre les genres déjà établis Ochnelle (*Ochnella* v. T.), Polyochnelle (*Polyochnella* v. T.), Ochne restreint (*Ochna* Linné emend.), Campylochnelle (*Campylochnella* v. T.) et les deux genres nouveaux Proboscelle (*Proboscella* v. T.) et Biramelle (*Biramella* v. T.). Les espèces de la seconde section se distribuent entre les genres Diporide restauré (*Diporidium* Wendland), Polythèce (*Polythecium* v. T.), Disclade (*Discladium* v. T.), Porochne (*Porochna* v. T.), Diporochne (*Diporochna* v. T.) et le genre nouveau Pléodiporochne (*Pleodiporochna* v. T.). Ces divers genres appartiennent aux trois sous-tribus : Rectiséminées, Curviséminées et Plicoséminées, qui composent ensemble la tribu des Ochnées.

Enfin, dans le genre *Brackenridgea*, M. Gilg n'énumère que trois espèces, dont une nouvelle. Toutes les trois sont des Pleuroridgées (*Pleuroridgea* v. T.), genre qui appartient, comme on sait, à la sous-tribu des Plicoséminées, dans la tribu des Ochnées.

Je dois me borner ici à ces indications générales. C'est plus loin, à propos de chaque genre en particulier, qu'il conviendra d'entrer dans le détail des espèces nouvelles qui s'y rattachent.

1. TRIBU DES OURATÉÉES.

1. SOUS-TRIBU DES ORTHOSPERMÉES.

4. Genre **Plicouratée.**

Le genre Plicouratée (*Plicouratea* v. T.) a pour type, comme on sait (1), la plante du Brésil décrite et figurée par A.-P. de Candolle, en 1811, sous le nom de *Gomphia parviflora*. J'ai pu étudier dans l'Herbier du Muséum l'échantillon original, récolté au Brésil, dans les forêts maritimes de la province de Rio de Janeiro, par Vellozo, envoyé de Lisbonne par Vandelli à A.-L. de Jussieu en 1790. Il porte en note, de la main de A.-L. de Jussieu : « Videtur *Correia*... foliis lanceolatis integerrimis (Vandelli, Bras., 28, t. II, f. 11), quæ 5-petala, 10-andra, 1-styla, 5-carpa, baccis receptaculo carnoso insertis 1-spermis ex Vandelli, dicenda igitur *Gomphia lanceolata*. » On voit que A.-P. de Candolle n'a pas adopté le nom spécifique proposé par A.-L. de Jussieu, la petitesse des fleurs lui ayant paru un caractère plus frappant que la forme lancéolée des feuilles. Ce sont ces mêmes échantillons que Vellozo a décrits et figurés en 1790, sous le nom de *Ochna Jabotapita*, dans sa *Flora Fluminensis*, ouvrage demeuré longtemps manuscrit et publié seulement en 1825 (2).

De tous les échantillons de notre Herbier rapportés à cette espèce à cause de la petitesse des fleurs et de la gracilité des pédicelles qui les portent dans la panicule terminale, il n'en est décidément aucun qui lui appartienne véritablement. C'est ce que j'ai déjà montré dans mon Mémoire pour plusieurs d'entre eux, qui sont devenus les types d'autant d'espèces distinctes (3). C'est ce que je voudrais établir ici pour trois autres, que j'avais cru alors pouvoir regarder comme représentant bien cette espèce, savoir : la plante récoltée en 1817, par A. de Saint-Hilaire (n° 29), dans le bois vierge près du Rio Preto, dans la province de Minas Geraes, à la limite de celle de Rio de Janeiro, celle que Gaudichaud a rapportée en 1833 de la province de San Paulo (n° 628) et celle que M. Glaziou a trouvée en décembre 1881 à la Nouvelle-Fribourg, dans

(1) Ph. van Tieghem, *Sur les Ochnacées* (Ann. des Sc. nat., 8e série, Bot., XVI. p. 222, 1902).

(2) Vellozo, *Flora Fluminensis*, p. 223, pl. XC, 1825.

(3) *Loc. cit.* p. 223.

le bois vierge du Conego, province de Rio de Janeiro (n° 13 663).

De la première, en l'identifiant avec le *G. parviflora* de A.-P. de Candolle, A. de Saint-Hilaire a dit, il est vrai : « Les échantillons de l'Herbier de Jussieu d'après lesquels M. de Candolle a fait sa description du *G. parviflora* sont identiques avec les miens, avec cette différence légère que les feuilles des premiers sont plus étroites, surtout à la base, et que les pétioles sont un peu plus longs (1). » J'ai cru tout d'abord pouvoir me fier à cette formelle assurance ; j'ai eu tort. Les différences entre les deux échantillons sont, en effet, beaucoup plus grandes que ne le croyait A. de Saint-Hilaire et telles, qu'elles s'opposent absolument à leur identification.

Il est très exact qu'ici les feuilles sont moins atténuées à la base, plus larges et à pétiole plus court ; mais c'est loin d'être tout. Elles sont persistantes et non caduques, fermes, presque coriaces, et non membraneuses, pareilles sur les deux faces, qui sont également ternes et finement grenues, et non pas luisantes en haut et ternes en bas ; les nervures latérales des deux sortes y sont imprimées en creux sur les deux faces et non saillantes, et c'est précisément ce qui leur donne un aspect granuleux. Les rameaux aussi sont moins grêles et moins étalés, et les fleurs moins petites.

Toutes ces différences dans la forme extérieure auraient pu être appréciées par A. de Saint-Hilaire. La structure de la tige et de la feuille en offrent d'autres encore, qui ne lui étaient pas accessibles.

Dans la plante de Vellozo, la tige a un cristarque externe rudimentaire, représenté seulement par quelques rares cellules isolées, sans trace de cristarque endodermique. Le périderme s'y forme dans l'épiderme et sclérifie en **U** l'assise interne de son phelloderme. Plus tard, le liber secondaire prend quelques cellules scléreuses. Dans la feuille, l'épiderme du limbe est fortement gélifié, surtout en haut, avec grandes cellules plongeant dans l'assise palissadique ; l'écorce est dépourvue de cellules scléreuses ; les méristèles ont une bande de cristarque endodermique en haut seulement.

Dans la plante de A. de Saint-Hilaire, la tige a un épiderme formé de cellules très petites, avec un cristarque externe presque nul, et des cellules scléreuses disséminées dans l'écorce. Le périderme s'y forme dans l'exoderme, en exfoliant l'épiderme ; plus tard, le phelloderme sclérifie en **U** ses trois assises internes. Dans la feuille, l'épiderme du limbe est lignifié, à cellules plates, et non gélifié ; l'écorce renferme des fibres isolées, détachées des faisceaux fibreux des méristèles, qui se dirigent perpendiculairement vers l'épiderme,

(1) A. de Saint-Hilaire, *Flore du Brésil méridional*, I, p. 64, 1824.

sous lequel elles rampent quelque peu, surtout en haut ; les méristèles n'ont de bande de cristarque que sur le bord supérieur.

Par la structure de la tige, où l'écorce a des cellules scléreuses et où le périderme est exodermique, et par celle de la feuille, où l'épiderme n'est pas gélifié et où l'écorce est traversée de sclérites, la seconde plante s'éloigne donc de la première plus fortement encore peut-être que par sa conformation externe.

Jointes ensemble, toutes ces différences conduisent nécessairement à la considérer dans ce genre comme une espèce distincte et nouvelle, que je nommerai Plicouratée granuleuse (*Pl. granulosa* v. T.).

La seconde plante, celle de Gaudichaud (n° 628), nommée *Gomphia parvifolia* par A. de Saint-Hilaire dans l'Herbier du Muséum, ressemble, en effet, au type par ses feuilles luisantes et plus foncées en haut, ternes et plus pâles en bas ; mais elles sont persistantes, épaisses, à bord ourlé, à nervures latérales peu visibles, légèrement imprimées en creux sur les deux faces, faiblement atténuées à la base, et notablement plus petites, mesurant seulement $0^m,04$ à $0^m,05$ de long sur $0^m,015$ à $0^m,02$ de large, au lieu de $0^m,08$ de long sur $0^m,025$ de large. Au-dessous de l'inflorescence terminale, qui est pauciflore et se réduit souvent à une simple grappe composée, il s'en fait plusieurs autres, à l'aisselle des feuilles supérieures de la branche. Dans la tige, où le cristarque externe est aussi très rudimentaire et où l'écorce est dépourvue de cellules scléreuses, le périderme se forme dans l'exoderme, en exfoliant l'épiderme. Dans la feuille, l'épiderme est gélifié et l'écorce n'a pas de sclérites.

Tant par sa structure que par sa conformation externe, cette plante diffère donc à la fois du type et de la P. granuleuse : elle se montre bien une espèce distincte, que je nommerai Plicouratée vernissée (*Pl. vernicosa* v. T.).

La troisième plante, celle de M. Glaziou (n° 13 663), a, comme le type et comme la précédente, les feuilles luisantes en haut, ternes en bas ; elles sont persistantes, faiblement atténuées, parfois même arrondies à la base, à nervures latérales saillantes, faiblement en bas, assez fortement en haut, et mesurant $0^m,06$ de long sur $0^m,02$ de large. Outre les panicules terminales, il y en a aussi çà et là à l'aisselle des feuilles supérieures. Dans la tige, où le cristarque est très rudimentaire, le périderme est épidermique. Dans la feuille, l'épiderme du limbe est gélifié et son écorce est dépourvue de sclérites.

Par cet ensemble de caractères, cette plante doit être considérée comme une espèce distincte des trois précédentes ; je la nommerai Plicouratée du Conego (*Pl. Conegi* v. T.).

Confondues jusqu'ici, d'abord sous le nom de *Gomphia parviflora* A.-P. de Candolle, ou de *Ouratea parviflora* (A.-P. de Candolle) Baillon, puis tout récemment encore sous le nom de *Plicouratea parviflora* (A.-P. de Candolle) v. T., ces quatre espèces peuvent donc être distinguées comme il suit :

Périderme			
épidermique, nervures en saillie, feuilles	caduques, lancéolées, membraneuses	*P. parviflore.*
	persistantes, ovales, coriaces.	*P. du Conego.*
exodermique, nervures en creux, épiderme du limbe	lignifié, écorce à sclérites...	*P. granuleuse.*
	gélifié, écorce sans sclérites.	*P. vernissée.*

L'introduction de ces trois espèces nouvelles porte à huit le nombre de celles qui composent actuellement le genre Plicouratée (1). Chez la plupart d'entre elles, les échantillons que j'ai eus à ma disposition sont dépourvus de fruits. C'est principalement sur un échantillon fructifère de la Pl. de Gaudichaud, récolté par Guillemin en février 1839 dans la serra de Cubatao (n° 471), que j'ai pu étudier la remarquable conformation de l'embryon qui caractérise ce genre.

7. Genre **Trichouratée**.

Claussen a récolté au Brésil, province de Minas Geraes, en 1841, une plante (n° 1581) qui, par la présence de poils courts sur la jeune tige, les pédicelles floraux et la face supérieure des feuilles, jointe à l'inflorescence en panicule et à la structure normale du limbe foliaire, se rattache au genre Trichouratée (*Trichouratea* v. T.) (2).

Les feuilles, brièvement pétiolées, à limbe ovale atténué à la base et au sommet, à bord entier, mesurant 7 à 8^{cm} de long sur 2^{cm},5 à 3^{cm} de large, sont toutes redressées le long de la tige et appliquées

(1) Dans la *Flora brasiliensis* (XII, 2, p. 340), M. Engler ne cite pas l'échantillon original de Vellozo, Vandelli, de Jussieu et de Candolle. Outre ceux de A. Saint-Hilaire et de Luschnath-Martius, qui appartiennent respectivement à la *P. granulosa* et à la *P. Luschnatiana*, il en signale d'autres, récoltés par Lund, Glaziou (sans numéro), Wavra (n° 465), Riedel (sans numéro), Sello (n^{os} 438 et 5794). De savoir si ces derniers échantillons se rattachent à l'une ou à l'autre des huit espèces actuellement connues, ou s'ils représentent en totalité ou en partie des espèces nouvelles, c'est une question que je dois laisser sans réponse, n'ayant pas encore pu les examiner.

(2) Ph. van Tieghem, *Sur les Ochnacées* (Ann. des Sc. nat., 8^{e} série, Bot., XVI, p. 229, 1902).

les unes sur les autres de manière à ne montrer que leurs faces inférieures ; le réseau des nervures y est très saillant sur la face supérieure, qui est luisante, beaucoup moins sur la face inférieure, qui est terne. La panicule terminale porte sous chacune de ses branches une petite feuille ou bractée foliacée. En outre, à sa base même, à l'aisselle de la dernière feuille de la tige, plus petite que les autres, se forme régulièrement un rameau feuillé, dont les feuilles, plus petites, ne mesurent que 4 à 5^{cm} de long sur 1^{cm},5 de large. La présence simultanée de ce rameau feuillé et de ces bractées foliacées donne à la panicule un aspect tout particulier, qui permet de distinguer aussitôt cette espèce de toutes les autres Trichouratées, notamment de la Tr. floribonde dont elle diffère encore par ses feuilles à bord entier et non denté ; ce sera la Tr. feuillée (*T. foliosa* v. T.).

Elle se distingue aussi, entre toutes, par la structure de sa tige. Le cristarque externe y est bien rudimentaire, réduit à quelques rares cellules isolées, comme dans la plupart des Trichouratées, mais le périderme s'y forme dans l'exoderme, en exfoliant l'épiderme, tandis que, dans toutes les Trichouratées étudiées jusqu'ici, il prend naissance, comme on sait, dans l'épiderme même (1). Les faisceaux fibreux péricycliques tendent à s'unir en un anneau continu par la sclérose des cellules intermédiaires. Dans la feuille, l'épiderme du limbe, muni de courtes papilles sur la face supérieure seulement, est lignifié. L'écorce renferme quelques fibres errantes et les méristèles, presque cloisonnantes, ont une bande de cristarque en haut seulement.

L'introduction de cette espèce nouvelle porte à vingt-deux le nombre des Trichouratées actuellement connues.

14. Genre **Ouratée.**

Aux cinquante-cinq espèces, définitives ou provisoires, classées actuellement dans le genre Ouratée, tel qu'il a été défini et restreint (2), il y a lieu d'en ajouter aujourd'hui deux nouvelles, originaires l'une du Brésil, ce qui est ordinaire et banal, l'autre de l'île de l'Ascension, ce qui offre au point de vue de la Géographie botanique un intérêt particulier.

1. *Une Ouratée nouvelle du Brésil.* — Sello a récolté au Brésil

(1) *Loc. cit.*, p. 237.

(2) Ph. van Tieghem, *Sur les Ochnacées* (Ann. des Sc. nat., 8^{e} série, Bot., XVI, p. 250, 1902).

en 1819 une plante (n° 5821) que M. Engler à identifiée en 1872 avec le *Gomphia vaccinioides*, décrit en 1842 par A. de Saint-Hilaire et Tulasne, et qu'il a nommée *Ouratea vaccinioides* (1). Ayant pu récemment étudier de cette plante un échantillon original, en le comparant à la plante de Guillemin (n° 924), qui est le type de cette espèce, je me suis assuré que cette détermination est inexacte.

Dans mon Mémoire récent, j'ai montré que l'Ouratée vaccinioïde, puisqu'elle a sa jeune tige, ainsi que ses pédoncules et pédicelles floraux, munis de poils courts, doit être retirée du genre Ouratée et classée dans le genre Trichouratée (*Trichouratea* v. T.), sous le nom de T. vaccinioïde (*T. vaccinioides* [A. de Saint-Hilaire et Tulasne] v. T.) (2). Étant entièrement glabre, la plante de Sello doit être, au contraire, maintenue dans le genre Ouratée. Ainsi, loin d'être identique à la précédente, à laquelle elle ressemble, il est vrai, par la petitesse de ses feuilles, elle n'appartient pas au même genre.

Elle en diffère d'ailleurs par d'autres caractères. Les rameaux sont moins serrés; les feuilles, plus longuement pétiolées, plus fortement atténuées à la base et surtout au sommet, sont lancéolées, pareilles sur les deux faces, crénelées vers l'extrémité, et non ovales, à faces dissemblables et à bord entier tout du long; les nervures latérales y sont visibles et légèrement saillantes sur les deux faces, au lieu de l'être seulement sur la face supérieure; elles sont notablement plus longues, mesurant $0^m,05$ à $0^m,055$ de long sur $0^m,02$ de large, au lieu de $0^m,03$ sur $0^m,02$.

La structure aussi offre des différences marquées. Dans la tige, où le cristarque est presque nul, le périderme se forme ici dans l'exoderme, non dans l'épiderme, et les faisceaux fibreux péricycliques y demeurent séparés, au lieu de s'unir en une couche continue. Dans la feuille, l'épiderme se montre ici dépourvu des grandes cellules gélifiées qu'il possède dans l'autre espèce.

Toutes ces différences réunies suffisent à prouver que la plante de Sello est bien distincte de celle de Guillemin. C'est donc une espèce nouvelle, à conserver dans le genre Ouratée, parmi les Ouratées provisoires, jusqu'à ce qu'on puisse, d'après l'étude du fruit, de la graine et de l'embryon, lui donner sa place définitive. Je la nommerai Ouratée rhombique (*O. rhombica* v. T.), à cause de la forme en losange du limbe foliaire.

2. *Une Ouratée nouvelle de l'Ascension.* — A son retour en France en 1829, après un voyage de trois années dans le Grand Océan sous

(1) Engler, *Flora bras.*, XII, 2, p. 329, 1872.
(2) *Loc. cit.*, p. 233.

le commandement du capitaine Dumont d'Urville, la corvette *l'Astrolabe* a visité, comme dernière relâche, l'île de l'Ascension. A. Lesson, pharmacien de l'expédition, en a rapporté, entre autres plantes, une Ochnacée, que j'ai pu étudier dans notre Herbier du Muséum et qui m'a paru, tant à cause du genre auquel elle appartient que de son habitat géographique, mériter quelque attention.

L'échantillon est très incomplet, se réduisant à huit feuilles, toutes détachées de la tige qui les portait, et à trois sommités de rameaux, munies chacune de quelques pédicelles fructifères disposés en une courte panicule terminale. Encore les fruits en sont-ils tous tombés et perdus, ne laissant que leurs cinq cicatrices autour du sommet d'un gynophore ovoïde, mesurant 7 à 12^{mm} de long sur 8^{mm} de large. Mais, tel qu'il est, il va nous permettre de déterminer avec certitude la sous-famille, la tribu, la sous-tribu et avec une grande probabilité le genre auquel la plante appartient, dans lequel elle vient constituer une espèce nouvelle.

La seule existence du gynophore suffit déjà à caractériser une Ochnoïdée. Autour de sa base est un cercle de dix petits moignons, qui sont les très courts filets persistants de dix étamines à anthères caduques; la plante est donc une Ouratéée. Au-dessous se voient les cinq larges cicatrices des sépales tombés; c'est donc une Orthospermée. Enfin, comme elle est entièrement glabre dans toutes ses parties, même sur ses pédicelles fructifères, et que ceux-ci sont disposés en une panicule terminale, elle doit être classée, tout au moins provisoirement, dans le genre Ouratée (*Ouratea* Aublet), parmi les espèces douteuses de ce genre, jusqu'à ce que l'étude du fruit mûr permette, d'après la conformation et l'orientation de l'embryon, de lui attribuer sa place définitive.

Dans ce groupe d'espèces, tel qu'il se trouve composé dans le Mémoire récemment publié (1), notre plante se distingue de toutes les autres et se montre nouvelle ; je la nommerai Ouratée de Lesson (*Ouratea Lessoni* v. T.). Ses feuilles, notamment, dont le pétiole mesure environ 1^{cm}, ont un limbe ovale atténué à la base, prolongé en longue pointe au sommet, à bord muni de très petites dents espacées, très luisant sur les deux faces, à nervures latérales de deux sortes, peu saillantes, les plus grandes recourbées vers le haut et longeant le bord, mesurant 16 à 18^{cm} de long sur 5 à 6^{cm} de large.

La structure de la tige et de la feuille offre aussi quelques caractères intéressants.

(1) Ph. van Tieghem, *Sur les Ochnacées* (Ann. des Sc. nat., 8^{e} série, Bot., XVI, p. 254 et suiv., 1902).

La tige a son cristarque externe bien développé, quoique discontinu, situé à un rang de l'épiderme ; elle n'a pas de cristarque endodermique et les arcs fibreux péricycliques, qui sont larges et minces, ont une tendance à s'unir en une couche continue par la sclérose des cellules intermédiaires. Le périderme s'y forme dans l'épiderme.

La feuille a dans son pétiole un cristarque externe, séparé de l'épiderme par une seule assise, et un cristarque endodermique bien développé. Le limbe a son épiderme fortement gélifié, son écorce faiblement palissadique et ses méristèles munies d'une bande de cristarque endodermique en haut et en bas.

Ainsi dûment constatée, la présence d'une Ouratée à l'île de l'Ascension me paraît offrir, au point de vue de la Géographie botanique, un certain intérêt.

Cette île est située, en effet, solitaire au milieu de l'océan Atlantique, à peu près à égale distance de la côte orientale de l'Amérique, en face de la province brésilienne de Pernambuco, et de la côte occidentale d'Afrique, en face de la province portugaise de Loanda, deux régions très riches, comme on sait, en Ochnacées, notamment en Ouratéées, mais où cette tribu est représentée par deux sous-tribus très distinctes, toutes les Ouratéées d'Amérique, qui ont le calice caduc, appartenant à la sous-tribu des Orthospermées, toutes celles d'Afrique, qui ont le calice persistant et accrescent, se rattachant à la sous-tribu des Campylospermées.

Puisqu'elle est une Orthospermée, comme on vient de le voir, l'Ochnacée de l'Ascension donne à la végétation de cette île un caractère nettement américain. Ce résultat est nouveau et inattendu. L'Ascension est, en effet, rattachée à l'Afrique par les géographes, et aussi par les botanistes. On sait peu de chose, il est vrai, sur la végétation, d'ailleurs très pauvre, de cette île. Néanmoins, dans ses *Considérations sur les Flores insulaires*, M. J. Hooker n'a pas hésité à lui attribuer, comme à Sainte-Hélène, qui est beaucoup plus rapprochée de la côte d'Afrique, une végétation africaine (1). On voit que, tout au moins en ce qui concerne la famille des Ochnacées, il y a dans l'assertion de cet éminent botaniste quelque chose à modifier.

20. Genre **Sétouratée**.

Tel qu'il a été défini (2), le genre Sétouratée (*Setouratea* v. T.) comprend actuellement huit espèces, toutes brésiliennes. Suivant

(1) *Ann. des Sc. nat.*, 5e série, *Bot.*, VI, p. 284 et p. 294, 1866.
(2) Ph. van Tieghem, *loc. cit.*, p. 283, 1902.

que la grappe terminale y est simple ou composée, elles peuvent être groupées en deux sections, destinées peut-être à devenir plus tard deux genres distincts. La première, où la grappe est simple, renferme cinq espèces et gardera le nom de Sétouratée. La seconde, où la grappe est composée, comprend trois espèces et prendra celui de Séticercouratée (*Seticercouratea*) (1).

Au second groupe, section ou genre, il convient maintenant d'ajouter l'espèce décrite et figurée en 1854 par A. Gray, sous le nom de *Gomphia linearis* (2). Ce sera la S. linéaire (*S. linearis* [A. Gray] v. T.). La grappe terminale y est, en effet, composée. Comme la S. tridentée, elle croît dans la Serra dos Orgaos, province de Rio de Janeiro, et se distingue de toutes les autres par l'étroitesse des feuilles d'où elle tire son nom.

Résumé de la sous-tribu des Orthospermées. — Les additions qui précèdent n'ont pas augmenté le nombre des genres de la sous-tribu des Orthospermées, qui reste fixé à vingt-deux ou peut-être à vingt-quatre, comme il a été dit dans mon Mémoire (3). Elles ont seulement introduit, dans quatre de ces genres, sept espèces nouvelles, savoir : trois Plicouratées, une Trichouratée, deux Ouratées et une Sétouratée. Cette incorporation porte à deux cent quatre le nombre des espèces, toutes américaines, qui composent actuellement cette sous-tribu.

2. SOUS-TRIBU DES CAMPYLOSPERMÉES.

23. Genre **Bisétaire**.

Défini comme on sait (4) et remarquable entre tous, le genre Bisétaire (*Bisetaria* v. T.) n'a toujours qu'un seul représentant certain, qui est la B. de Lecomte (*B. Lecomtei* v. T.) (5). Pourtant M. Laurent a rapporté du Congo belge, sans indication ni de localité ni d'époque, et sans numéro, un échantillon entièrement dépourvu de fleurs et de fruits, que MM. Engler et Gilg ont pu étudier et que M. Gilg a jugé tellement remarquable qu'il a cru devoir le décrire, dans son récent travail, comme espèce nouvelle, sous le nom de *Ouratea*

(1) *Loc. cit.*, p. 289.
(2) A. Gray, *United-States expl. Expedition*, Bot., I, p. 359, pl. XLI, 1854.
(3) *Loc. cit.*, p. 292.
(4) Ph. van Tieghem, *loc. cit.*, p. 294, 1902.
(5) Sous le nom de *Ouratea Lecomtei*, cette espèce a été décrite il y a plus d'un an (*Bull. du Muséum*, VIII, p. 50, janvier 1902).

febrifuga Engler et Gilg, malgré son état si incomplet. « Eine sehr auffallende und abweichende Art », dit-il, en la classant dans la section *Calophyllæ* à la suite des espèces normales (1).

Les caractères assignés au rameau feuillé par cette description, notamment la présence de stipules latérales, libres, sétacées et persistantes, conduisent aussitôt à classer la plante dans le genre Bisétaire. Aussi peut-on s'étonner que MM. Engler et Gilg n'aient pas fait ce rapprochement. Et s'ils ne l'ont pas fait, on peut se demander comment ils ont bien pu reconnaître sûrement dans un tel échantillon non seulement une Ochnacée, mais encore une Ouratéée plutôt qu'une Ochnée. Quoi qu'il en soit, peut-être cette espèce est-elle identique à la B. de Lecomte. Peut-être en est-elle distincte, au contraire, et constitue-t-elle un second représentant de ce genre dans la même région. Elle est fébrifuge, dit-on; l'autre passe pour aphrodisiaque. C'est une question que la comparaison d'échantillons complets pourra seule décider.

Dans le second cas, ce serait la B. fébrifuge (*B. febrifuga* [Engler et Gilg] v. T.).

24. Genre **Campylosperme**.

Défini comme on sait, le genre Campylosperme (*Campylospermum* v. T.) comprenait jusqu'à présent dix-neuf espèces, dont une seule dans l'Inde, trois en Malaisie, le plus grand nombre à Madagascar et une seule en Afrique occidentale (2). On en ajoute ici huit nouvelles originaires de l'Inde, six nouvelles qui croissent en Malaisie et dans la Presqu'île malaise, et onze nouvelles qui habitent Madagascar.

1. *Huit Campylospermes nouveaux de l'Inde.* — Vahl a décrit en 1791, sous les noms de *Gomphia lævigata* et de *G. angustifolia*, deux Ochnacées décandres récoltées dans l'Inde, sans indication de localité, par Kœnig (3). Ces deux espèces ont été rattachées par moi au genre Campylosperme (4); ce sont donc désormais respectivement le C. lisse (*C. lævigatum* [Vahl] v. T.) et le C. angustifolié (*C. angustifolium* [Vahl] v. T.). Le C. lisse n'a pas été jusqu'ici retrouvé dans l'Inde; il n'est même pas nommé dans la Flore de l'Inde de M. J. Hooker. Tous les échantillons d'Ochnacées décandres rap-

(1) Gilg, *loc. cit.*, p. 257, 1903.
(2) *Loc. cit.*, p. 193, p. 296 et 303.
(3) Vahl, *Symbolæ botanicæ*, II, p. 49, 1791.
(4) *Loc. cit.*, p. 298, 1902.

portés de l'Inde, depuis cette époque, par divers voyageurs ont été identifiés avec le C. angustifolié, qui passe, par conséquent, pour être le seul représentant indien non seulement du genre Campylosperme, mais de la tribu tout entière des Ouratéées (1).

Un examen sommaire des échantillons de l'Inde, réunis sous le nom de *Gomphia angustifolia* ou non encore nommés dans l'Herbier du Muséum, ayant éveillé mes doutes sur ce point, j'ai voulu les comparer attentivement d'abord à l'exemplaire original, puis entre eux, et cette comparaison m'a montré qu'il y a lieu de distinguer ici plusieurs espèces, jusqu'à présent confondues sous le même nom.

Grâce à l'obligeance de M. Warming, j'ai pu étudier la plante type de Vahl, conservée dans l'Herbier de Copenhague, de manière à la connaître avec plus de précision qu'il n'est possible d'après la très courte description de l'auteur.

La tige a son épiderme formé de cellules très petites. Le cristarque externe, bien développé, quoique discontinu, est séparé de l'épiderme d'abord par une seule assise, plus tard par deux assises provenant du recloisonnement de l'assise primitive ; il n'y a pas de cristarque endodermique. Le périderme se fait dans l'exoderme, en exfoliant l'épiderme, ce qui rend la surface, d'abord lisse et brune, bientôt rugueuse et jaune ; le liège épaissit et lignifie ses parois tangentielles; le phelloderme, réduit à deux ou trois assises, demeure parenchymateux, et se trouve séparé du cristarque par la seconde assise corticale.

Brièvement pétiolée et non sessile, comme le dit Vahl, la feuille a un limbe ovale atténué à la base et au sommet, où il se termine en pointe, lancéolé, à bord entier dans la région inférieure, pourvu de petites dents espacées dans la région supérieure, pareil sur les deux faces, qui sont également ternes et jaunes, mesurant 12 à 14^{cm} de long sur 3^{cm},5 à 4^{cm} de large. Les nervures latérales, très rapprochées et toutes semblables, y sont unies en un réseau délicat, saillant en haut et en bas; le long du bord, courent en ondulant, deux et çà et là trois nervures longitudinales parallèles. Il en résulte une nervation réticulée caractéristique. Dans le pétiole, le cristarque externe n'est représenté que par quelques cellules isolées, situées surtout en haut, mais le cristarque endodermique y est bien développé. Dans le limbe, l'épiderme est lignifié, mais offre çà et là une cellule plus grande, à face interne gélifiée. Les méristèles y sont cloisonnantes, à bande de cristarque endodermique en haut seulement.

(1) Voy. notamment Bennett dans Hooker, *Flora of brit. India*, I, p. 525, 1872.

L'inflorescence est une panicule terminale assez large, plus courte que les feuilles et sans écailles basilaires formant bague. L'échantillon est en fruits, presque tous tombés. Le pédicelle fructifère est grêle, articulé très près de la base et mesure 12^{mm}. Le calice persistant, ainsi que le gynophore, sont peu développés; les drupes, qui dépassent beaucoup le calice, sont aplaties latéralement, à surface réticulée, arquées en dedans et insérées un peu au-dessus de la base. La graine est recourbée vers l'intérieur, au sommet seulement, en forme de crochet; la fausse cloison basilaire est rudimentaire. Sous le tégument rougeâtre, l'embryon, aplati latéralement comme la graine, a ses cotyles latérales, en un mot, est accombant. Des cellules à contenu jaune y sont mélangées aux cellules incolores; les unes et les autres sont dépourvues d'amidon; en un mot, il est exclusivement oléagineux.

Au type ainsi défini, je n'ai pu jusqu'ici rattacher sûrement, comme étant de la même espèce, que les échantillons récoltés dans l'Inde par Wight (n° 469).

Tous les autres échantillons de l'Inde que j'ai pu étudier dans l'Herbier du Muséum en diffèrent plus ou moins et, sous ce rapport, ils peuvent être rangés en trois catégories. Chez les uns, l'inflorescence se réduit à une grappe composée, à une sorte d'épi d'ombellules, en forme de queue plus ou moins longue; si elle est axillaire des feuilles, ce sont des Cercinies; si elle est terminale, ce sont des Campylocerques : on les étudiera tout à l'heure. Les autres ont pour inflorescence une panicule terminale; ceux-là seuls sont de vrais Campylospermes : considérons-les tout d'abord.

J'ai trouvé dans l'Herbier du Muséum, provenant de l'Herbier de Vaillant, une Ochnacée décandre, sans indication de localité ou de collectionneur, avec cette seule mention, « Gurunda Karpata, id est *Ricinus animalis* ». Comme l'atteste ce nom indigène, la plante vient de l'Inde et c'est tout ce que l'on en sait. Elle ressemble au C. angustifolié, notamment par la nervation réticulée de la feuille, mais elle en diffère nettement. La tige conserve plus longtemps sa surface lisse et sa couleur brune. La feuille, un peu luisante sur les deux faces, est plus petite, mesurant seulement 7^{cm} de long sur $2^{cm},5$ de large. La panicule terminale est plus longue que la feuille, mais surtout elle a, au-dessous d'elle, à l'aisselle des trois feuilles supérieures du rameau, autant de panicules plus étroites. Pour rappeler le délicat réseau des nervures, saillant sur les deux faces, ce sera le Campylosperme rétinerve (*C. retinerve* v. T.). La structure de la tige et de la feuille est de tout point la même que dans le C. angustifolié. Dans la tige, notamment, le cristarque externe est très déve-

loppé, presque continu, situé à deux rangs de l'épiderme. Le périderme est exodermique, à liège scléreux et phelloderme parenchymateux.

L'Herbier de Vahl renferme une plante, qui m'a été communiquée par le Musée de Copenhague, récoltée dans l'Inde par Breyn, et sur laquelle Vahl a écrit de sa main : « *Gomphia*. Confer cum *angustifolia* ». Elle ressemble, en effet, au C. angustifolié par la nervation de la feuille, mais s'en distingue par plusieurs caractères. La tige est noirâtre et non jaunâtre. La feuille a ses deux faces dissemblables ; luisante et foncée en haut, elle est terne et pâle en bas. Le limbe est moins atténué à la base, plus court et plus large, mesurant 10^{cm} de long sur 4^{cm} de large ; les dents du bord sont plus marquées et piquantes. La panicule terminale, qui est en fruits, est beaucoup plus longue que les feuilles, plus rameuse, plus étalée, et porte, au-dessous de chacune de ses branches inférieures, une feuille plus petite que les feuilles ordinaires. La structure de la tige et de la feuille est la même, à cette différence près que le pétiole a ici un cristarque externe très développé, séparé de l'épiderme par trois ou quatre assises en bas, par six ou sept en haut. L'ensemble de ces caractères fait de cette plante une espèce distincte, que je nommerai C. de Vahl (*C. Vahlianum* v. T.).

Wallich a trouvé dans l'Inde, en 1831, une plante (n° 2803) qu'il a rapportée au *Gomphia sumatrana* de Jack, mais que Planchon a identifiée en 1848 avec le *G. angustifolia* de Vahl (1), auquel elle ressemble, en effet, davantage, par la forme et la dimension des feuilles. Elle en diffère cependant, parce que le limbe est moins atténué à la base, que le réseau de nervures y est moins saillant, surtout en haut où il est un peu luisant, et parce que la panicule, aussi longue que la feuille, y est moins fournie. Ce sera le C. de Wallich (*C. Wallichianum* v. T.).

Leschenault a rapporté de Ceylan une plante identifiée, dans l'Herbier du Muséum, avec le *G. angustifolia* de Vahl, mais qui s'en distingue par ses feuilles plus petites, à faces dissemblables, la supérieure sombre, l'inférieure pâle, et par sa panicule lâche, plus longue que les feuilles, ayant sous les branches inférieures des feuilles plus petites, et accompagnée de panicules axillaires des feuilles supérieures. Ce sera le C. de Leschenault (*C. Leschenaulti* v. T.).

La plante récoltée à Ceylan, au pic Adam, en 1837, par M^r^ Walker, a été identifiée par Planchon en 1847 avec le *G. angustifolia* de

(1) Dans Hooker, *Icones plantarum*, VIII, pl. DCCXII, 1848.

Vahl (1) auquel il ressemble, en effet, par la forme, la dimension et la nervation des feuilles; elle en diffère notamment par une panicule terminale étroite, plus longue que les feuilles et accompagnée de panicules semblables à l'aisselle des feuilles supérieures. Ce sera le C. de Walker (*C. Walkeri* v. T.).

Thwaites a récolté à Ceylan, en 1854, et distribué sous le même n° 2412, deux plantes différentes, qu'il a identifiées avec le *G. angustifolia* de Vahl (2). Elles lui ressemblent, en effet, par leur panicule terminale solitaire et sans petites feuilles à la base des branches inférieures, mais elles s'en distinguent toutes les deux. Dans l'une, la panicule est lâche, plus longue que les feuilles, mesurant 10 à 12^{cm}; les ombelles y sont pédicellées, et les fleurs, portées sur des pédicelles de 10^{mm}, ont leurs sépales larges et bruns : ce sera le C. de Thwaites (*C. Thwaitesi* v. T.). Dans l'autre, la panicule est plus courte que les feuilles, plus ramassée, ne mesurant que 4 à 5^{cm} de long; les ombelles y sont sessiles, et les fleurs, portées sur des pédicelles plus longs, mesurant 15^{mm}, ont des sépales étroits et rougeâtres; après la chute des fleurs, les groupes de moignons forment sur les branches de la panicule comme autant de nodosités : ce sera le C. noueux (C. *nodosum* v. T.).

Outre le C. lisse et le C. angustifolié, l'Inde et Ceylan ont donc sept autres Campylospermes, voisins du C. angustifolié, auquel ils ressemblent, notamment par la remarquable nervation des feuilles, ainsi que par la structure de la tige et de la feuille, et avec lequel ils étaient jusqu'ici confondus.

La plante de Ceylan, décrite et figurée par Burmann en 1737 (3), que Lamarck a nommée *Ochna zeylanica* en 1796 (4), et plus tard A.-P. de Candolle *Gomphia zeylanica* en 1811 (5), qui est conservée dans l'Herbier Delessert, mais que je n'ai pas encore pu étudier, est sans doute aussi un Campylosperme. Bien que A.-P. de Candolle regarde cette espèce comme très distincte du *G. angustifolia* de Vahl « *species distinctissima* », elle a été identifiée avec elle, d'abord par Wight et Arnott, puis par Planchon et par tous les auteurs qui ont suivi. A en juger par la figure de Burmann, elle lui ressemble par la nervation réticulée de la feuille, mais en diffère beaucoup par

(1) Planchon, *Sur le genre Godoya* (London Journal of Botany, VI, p. 3, 1847).
(2) Thwaites, *Ceylon plants*, p. 71, 1864.
(3) Burmann, *Thesaurus Zeylanicus*, p. 123, pl. LVI, 1737.
(4) Lamarck, *Dictionnaire*, IV, p. 512, 1796.
(5) A.-P. de Candolle, *Annales du Muséum*, XVII, p. 415, 1811.

l'inflorescence. Je la considère donc comme différente et ce sera le C. de Ceylan (*C. zeylanicum* [Lamarck] v. T.).

Rheede a observé dans l'Inde, près de Candenate, deux Ochnacées qu'il a décrites et figurées en 1685, la première sous le nom indigène de *Tsjocatti* (1), la seconde sous celui de *Poeatsjetti* (2). Celle-ci, que l'auteur n'a figurée qu'avec des inflorescences monstrueuses, a été rattachée par A.-P. de Candolle, en 1811, au genre *Gomphia*, et nommée *G. malabarica* (3). Elle a été identifiée avec le *G. angustifolia* de Vahl, d'abord par Wight et Arnott, puis par Planchon (4), et en dernier lieu par Bennett (5). Elle s'en montre pourtant bien distincte, notamment par ses feuilles luisantes, à nervures latérales presque invisibles. Ce sera le C. du Malabar (*C. malabaricum* [A.-P. de Candolle] v. T.).

L'autre espèce, le *Tsjocatti*, semble avoir échappé, comme Ochnacée, à A.-P. de Candolle, qui n'en fait pas mention. M. Bennett, la confondant à tort avec la première, l'a identifiée comme elle avec le *G. angustifolia*, dont elle se distingue pourtant nettement par sa panicule terminale raccourcie et ombelliforme, ainsi que par ses feuilles luisantes, à bord denté jusqu'en bas, à faces dissemblables, à nervures latérales bien marquées, mais non anastomosées en réseau. C'est donc une espèce de Campylosperme non reconnue jusqu'ici et que je nommerai C. de Rheede (*C. Rheedi* v. T.).

Ajoutées aux neuf précédentes, ces trois espèces anciennes portent à douze le nombre des Campylospermes de l'Inde et de Ceylan actuellement connus, quatre déjà décrites comme *Gomphia*, et huit nouvellement distinguées.

2. *Six Campylospermes nouveaux de la presqu'île Malaise et de la Malaisie.* — Au cours du voyage de l'*Astrolabe* et de la *Zélée*, sous le commandement du capitaine Dumont d'Urville, Hombron a récolté en 1839, dans l'île de Singapore, un Campylosperme remarquable tout d'abord par sa tige blanchâtre, qui contraste avec la teinte sombre des pétioles et des pédoncules floraux, et par ses feuilles toutes arquées vers le bas et reployées en deux le long de la nervure médiane. Ce sera le C. plié (*C. plicatum* v. T.).

Par leur forme et leur nervation, les feuilles ressemblent à celles du C. angustifolié, mais elles sont plus petites, mesurant 8 à 11^{cm} de long sur 2 à 2^{cm},5 de large, plus foncées en haut, plus pâles en bas, et le

(1) Rheede, *Hortus malabaricus*, V, p. 95, pl. XLVIII, 1685.
(2) *Loc. cit.*, p. 103, pl. LII.
(3) *Loc. cit.*, p. 416, 1811.
(4) *Loc. cit.*, p. 3, 1847.
(5) *Loc. cit.*, p. 525, 1872.

fin réseau des nervures y est beaucoup moins marqué, surtout en bas. La panicule terminale, qui est fructifère, est plus longue que les feuilles et porte çà et là, sous les branches inférieures, une feuille plus petite ; en outre, plusieurs des feuilles supérieures de la pousse produisent, à leur aisselle, des grappes composées d'ombellules. Le calice persistant et le gynophore sont plus développés et les drupes sont moins arquées en dedans que chez le C. angustifolié.

La tige a son cristarque externe bien développé, situé à deux rangs de l'épiderme, qui est formé de petites cellules. Le périderme se fait dans l'exoderme, avec un liège à parois minces et un phelloderme peu développé sans sclérose. On trouve plus tard quelques cellules scléreuses isolées dans le liber secondaire.

Dans la feuille, le pétiole a un cristarque externe, séparé de l'épiderme par deux rangs au-dessous, par cinq à six rangs au-dessus, avec des cellules toutes semblables disséminées dans l'écorce et dans la moelle. Le limbe a dans son épiderme des cellules gélifiées ; les méristèles y sont cloisonnantes avec bande de cristarque en haut seulement.

M. Ridley a récolté, en décembre 1892, à Batutiga, dans l'État de Malacca, une plante (n° 987) qu'il a distribuée sous le nom de *G. angustifolia*, mais qui diffère nettement de cette espèce. La tige est blanchâtre et les feuilles, pâles aussi sur les deux faces, mais plus petites, mesurant 8^{cm} de long sur $2^{cm},5$ de large, ont leur réseau de nervures à peine saillant, surtout en haut. Plus longue que les feuilles, la panicule terminale redresse verticalement ses branches ; elle est accompagnée de plusieurs autres panicules plus étroites et également redressées, axillaires des feuilles supérieures de la pousse. Ce sera le C. dressé (*C. strictum* v. T.).

La tige a son cristarque externe très développé, situé à trois rangs de l'épiderme. Le périderme y est exodermique, avec liège à parois minces et phelloderme parenchymateux laissant entre lui et le cristarque deux rangs de cellules ordinaires. Le liber secondaire a quelques cellules scléreuses et la moelle en renferme en assez grand nombre au milieu de ses cellules ordinaires lignifiées.

Dans la feuille, le pétiole n'a pas de cristarque externe, mais le cristarque endodermique y est bien représenté. Dans le limbe, l'épiderme est lignifié, et les méristèles, qui ne sont pas tout à fait cloisonnantes, ont une bande de cristarque en haut seulement.

Les collecteurs de M. King ont rapporté de Larut, près de Perak, de 1882 à 1884, trois plantes qui ont été distribuées par lui sous le nom de *Gomphia sumatrana* Jack. J'ai pu étudier cette espèce,

décrite d'abord en 1820 par Jack (1), puis en 1848 par Planchon, qui l'a bien distinguée du *G. angustifolia* de Vahl (2), sur un fragment d'échantillon récolté par Marsden à Sumatra, qui m'a été communiqué par l'Herbier de Kew. C'est bien un Campylosperme, le C. de Sumatra (*C. sumatranum* [Jack] v. T.). En lui comparant les trois plantes de Perak, j'ai pu me convaincre qu'elles ne lui appartiennent pas. Les feuilles notamment y sont coriaces et non membraneuses, pâles et non foncées, plus petites, mesurant au plus 14^{cm} sur 5^{cm}, au lieu de 23^{cm} sur 7^{cm}, à nervures latérales toutes semblables et non pas de deux sortes, à deux nervures marginales et non à trois nervures dont la plus interne est située à environ un centimètre du bord.

En outre, ces trois plantes diffèrent assez l'une de l'autre pour qu'il faille les considérer comme autant d'espèces distinctes.

La première (n° 3370), récoltée en fleurs en septembre 1882, a des feuilles plus petites que les deux autres, mesurant 10^{cm} sur 3^{cm}. La panicule terminale, plus longue que les feuilles, y est lâche et porte une petite feuille, ou une bractée foliacée, sous ses branches inférieures. Les pédicelles y sont articulés à la base même. Les pétales y sont cunéiformes et émarginés. Ce sera le C. de King (*C. Kingi* v. T.).

La seconde (n° 4545), récoltée en fruits en 1883, a des feuilles plus grandes, mesurant environ 14^{cm} à 18^{cm} sur 5^{cm} à 6^{cm}. La panicule terminale, plus courte ou de même longueur que les feuilles, est plus étroite et plus serrée. Les pédicelles sont articulés à 3 ou 4^{mm} de la base. Ce sera le C. de Perak (*C. perakense* v. T.).

La troisième (n° 6598), récoltée en fleurs passées en septembre 1884, a des feuilles moins longues et plus larges, mais atténuées à la base, mesurant 11^{cm} à 14^{cm} sur 4^{cm} à 6^{cm}. La panicule terminale est beaucoup plus courte que les feuilles, et sans bractées foliacées sous ses branches inférieures. Comme dans la première, les pédicelles sont articulés très près de la base. Ce sera le C. raccourci (*C. abbreviatum* v. T.).

Dans ces trois espèces, la structure de la tige et de la feuille offre les mêmes caractères que dans le C. angustifolié et les autres espèces de l'Inde. Le périderme, notamment, y est exodermique, avec cristarque situé à deux rangs de l'épiderme.

Cuming a récolté à l'île de Luçon, dans la province de Balangas, en 1839, une plante (n° 1520), que Planchon a identifiée en 1847 avec

(1) Jack, *Malay. Miscell.*, I, p. 29, 1820; et Hooker, *Bot. Miscellany*, II, p. 77, 1831.

(2) Dans Hooker, *Icones plantarum*, VIII, pl. LXXII, 1848.

le *C. angustifolia* de Vahl (1), opinion adoptée plus tard par Vidal en 1895 (2). Elle en diffère pourtant beaucoup, notamment par ses feuilles plus petites mesurant 9^{cm} sur 3^{cm}, foncées et un peu luisantes en dessus, pâles et ternes en dessous, à bord crénelé, non denté, à nervures latérales invisibles en haut et très peu saillantes en bas ; sur la face inférieure, on voit bien les deux nervures marginales, l'une au bord même, l'autre à 2^{mm} du bord. La panicule terminale est très étroite et porte de petites feuilles au-dessous de ses deux ou trois branches inférieures. Les ombellules y sont multiflores et sessiles, de sorte que les fleurs, après leur chute, laissent sur les branches des sortes de nodosités hérissées.

La structure de la tige et de la feuille offre les mêmes caractères que dans les espèces précédentes. Dans la tige, notamment, le cristarque est séparé de l'épiderme par deux assises, et le périderme est exodermique. Dans la feuille, l'épiderme est lignifié, avec quelques rares cellules gélifiées en dedans, et les méristèles sont cloisonnantes avec bande de cristarque en haut seulement.

Il s'agit donc bien d'une espèce distincte, que je nommerai C. de Cuming (*C. Cumingi* v. T.).

A ces six espèces, si l'on ajoute d'une part le C. de Sumatra, de l'autre les deux plantes récoltées à Bornéo par M. Beccari, décrites récemment par M. Bartelletti sous les noms de *Ouratea borneensis* et de *O. Beccariana* (3), et que j'ai rattachées au genre Campylosperme (4), on voit que ce genre est maintenant représenté en Malaisie et dans la péninsule Malaise par neuf espèces distinctes, dont trois déjà décrites et six nouvelles.

3. *Onze Campylospermes nouveaux de Madagascar.* — L'Herbier du Muséum renferme, provenant de l'Herbier de Vaillant, une Ochnacée récoltée à Madagascar, de 1655 à 1657, par Flacourt, qui l'a publiée sous son nom indigène de *Voauerome*, avec cette remarque : « C'est un fruit violet menu comme la groiselle (*sic*) rouge, qui est doux et très agréable ; il teinct en noir et en violet (5). » Après plus d'un siècle, en 1788, cette plante a été de nouveau rapportée de Madagascar par Commerson, dont les échantillons ont été décrits par Lamarck, en 1796, sous le nom de *Ochna obtusifolia* (6).

Après avoir reconnu l'identité de la plante de Flacourt et de celle

(1) *Loc. cit.*, p. 3, 1847.
(2) Vidal y Soler, *Phanerogamæ Cumingianæ Philippinarum*, p. 101, 1895.
(3) *Malpighia*, XV, p. 156 et p. 159, 1902.
(4) *Loc. cit.*, p. 301, 1902.
(5) Flacourt, *Histoire de la grande isle Madagascar*, p. 122, 1661.
(6) Lamarck, *Dictionnaire*, IV, p. 510, 1796.

de Commerson, A.-P. de Candolle l'a décrite de nouveau et figurée, en 1811, sous le nom de *Gomphia obtusifolia* (1). En même temps, il a fait la faute de l'identifier avec le *G. lævigata* décrit par Vahl, en 1791, d'après un échantillon récolté dans l'Inde par Kœnig (2). Pourtant, un doute subsistait sur ce point dans son esprit, puisqu'il a dit : « Nomen Lamarckii retinui etiamsi paulo posterius, cum omnes species habeant folia lævigata et cum Vahlii species a nostra sit paululum diversa. » D'autre part, A.-L. de Jussieu, dans une note de sa main à l'échantillon de Commerson, s'exprime ainsi : « An *Gomphia lævigata* Vahl, cujus descriptio convenit, exceptis foliis ungue latioribus ? Præterea Vahl, qui vidit in herbario nostro specimen hic adjunctum, suo illud nomine non inscripsit : unde forsan ex ipso species nova. »

A cette plus grande largeur des feuilles, déjà remarquée par Jussieu, on peut ajouter plusieurs autres différences. Le limbe est arrondi à l'extrémité, très rarement un peu émarginé ; Vahl le dit constamment émarginé. Le réseau des nervures est bien visible sur la face inférieure, qui est luisante, beaucoup moins sur la face supérieure, qui est terne et où les nervures latérales se dessinent souvent en creux ; Vahl dit les deux surfaces également brillantes et sans nervures visibles, « nitida, avenia ». La ligule bidentée est persistante ; Vahl ne parle pas des stipules, ce qui laisse croire qu'elles sont caduques, comme dans les autres espèces de l'Inde. Pour achever la démonstration, il eut fallu pouvoir comparer la plante de Flacourt et de Commerson avec le type indien ; malheureusement il a été impossible de retrouver l'exemplaire original de Kœnig dans l'Herbier de Vahl au Musée de Copenhague ; il semble en avoir disparu. Ce qui précède suffit néanmoins pour établir que notre plante n'est pas le *G. lævigata* de Vahl. C'est une espèce distincte que, dans mon Mémoire, j'ai rattachée au genre Campylosperme ; c'est donc le C. obtusifolié (*C. obtusifolium* [Lamarck] v. T.) (3).

L'Herbier du Muséum renferme, en outre, plusieurs échantillons récoltés au cours du XIX^e^ siècle dans différentes régions de Madagascar et dans les petites îles voisines, par divers voyageurs, tous rapportés par Baillon, en 1886, à ce même *G. lævigata* de Vahl, sous le nom de *Ouratea lævigata* (4). Dans mon Mémoire, j'ai cru pouvoir regarder cette identification comme valable et l'accepter

(1) A.-P. de Candolle, *Ann. du Muséum*, XVII, p. 416, pl. VIII, 1811.
(2) Vahl, *Symbolæ bot.*, II, p. 49, 1791.
(3) Ph. van Tieghem, *loc. cit.*, p. 297, 1902.
(4) Baillon, *Bull. de la Soc. Linn. de Paris*, p. 586, 1886, et *Hist. nat. des pl. de Madagascar*, pl. CXLIV, 1890.

sans défiance (1) ; j'ai eu tort. Aucun de ces échantillons n'appartient, en réalité, au *G. lævigata* de Vahl, dont ils s'écartent même tous, notamment par la plus grande dimension des feuilles, plus fortement que le C. obtusifolié. Cette espèce n'est donc pas représentée du tout à Madagascar ; elle est et demeure confinée dans l'Inde. Au point de vue de la Géographie botanique, ce résultat ne manque pas d'offrir un certain intérêt. Il permet, en effet, d'affirmer désormais qu'aucune Ochnacée actuellement connue n'habite en même temps l'Inde et Madagascar.

En y regardant de plus près, on s'assure ensuite que ces divers échantillons non seulement diffèrent du C. obtusifolié, mais encore représentent, dans le genre Campylosperme, plusieurs espèces distinctes et nouvelles, qu'il s'agit maintenant de caractériser brièvement et de dénommer.

Aubert du Petit-Thouars a rapporté de Madagascar, en 1795, sans indication de localité, deux échantillons assez différents. L'un a des feuilles longuement pétiolées, à limbe largement ovale, atténué à la base où il est décurrent sur le pétiole, arrondi au sommet où il est souvent émarginé, à bord entier, à faces dissemblables, l'inférieure rougeâtre, la supérieure bronzée, à réseau de nervures bien visible sur les deux faces ; le pétiole, renflé à la base, mesure 1^{cm} et davantage, le limbe 11^{cm} de long sur 6^{cm} de large ; la ligule bidentée est persistante. La panicule terminale est solitaire et plus courte, ou aussi longue que les feuilles. Ce sera le C. ovale (*C. ovale* v. T.).

L'autre a des feuilles plus longues et surtout plus étroites, mesurant 12^{cm} de long sur $3^{cm},5$ de large, à bord marqué de très petites dents espacées dans la région supérieure arrondie, luisantes en bas, ternes en haut, à réseau de nervures visibles en bas, non en haut. La ligule bidentée est aussi persistante. La panicule terminale est plus longue que les feuilles et accompagnée de plusieurs autres à l'aisselle des feuilles supérieures de la pousse. Ce sera le C. de Thouars (*C. Thouarsi* v. T.).

Bernier a récolté, en 1834, sur la côte orientale, près de Tintingue (n° 174), un « joli arbuste » que les indigènes nomment *Maroudi*. Par la forme, la couleur, la dimension et le mode de nervation des feuilles, il ressemble beaucoup au C. ovale. Il en diffère d'abord parce que la ligule y est promptement caduque et parce que la panicule terminale solitaire y est plus longue que les feuilles. Ce sera le C. de Bernier (*C. Bernieri* v. T.).

Chapelier a rapporté de Madagascar, sans indication de localité,

(1) *Loc. cit.*, p. 297.

une plante du même genre à tige noire, à feuilles plus petites, mesurant 6 à 8^{cm} de long sur 2^{cm} à 2^{cm},5 de large, à bord entier, foncées des deux côtés, à nervure médiane noire, à réseau de nervures visible en bas, pas en haut, à ligule persistante. La panicule terminale y est solitaire et plus longue que les feuilles. Ce sera le C. de Chapelier (*C. Chapelieri* v. T.).

La plante récoltée par Bréon (n° 38) a une tige noire cannelée, des feuilles relevées et appliquées le long de la tige, à pétiole noir et court, à limbe décurrent sur le pétiole jusqu'à sa base, arrondi mais un peu atténué au sommet, où il porte de petites dents espacées et piquantes ; les nervures latérales sont très obliques sur la médiane, et le réseau est visible sur les deux faces, plus fortement en bas ; elles mesurent 13^{cm} de long sur 4^{cm} de large ; la ligule bidentée est persistante. La panicule terminale, solitaire et plus longue que les feuilles, redresse ses branches inférieures peu nombreuses et mesure jusqu'à 25^{cm} de long. Ce sera le C. de Bréon (*C. Breoni* v. T.).

L'échantillon rapporté par M. de Lastelle, en 1841, ressemble par la forme et la dimension des feuilles aux C. ovale et de Bernier ; du premier elle diffère par la prompte caducité de la ligule et de tous les deux par la nervation de la feuille. Les nervures latérales sont ici de deux sortes ; les principales, espacées et recourbées vers le haut, sont marquées en creux et seules visibles sur la face supérieure, moins distinctes du reste du réseau, qui est très saillant, sur la face inférieure. En outre, la panicule terminale solitaire est très rameuse, très étalée et beaucoup plus longue que les feuilles. Ce sera le C. de Lastelle (*C. Lastelli* v. T.).

M. Humblot a récolté à Andahoul, dans la région boréale, une plante (n° 64) à feuilles plus petites, longuement pétiolées, à pétiole ailé, à ligule caduque, à limbe atténué à la base et au sommet, lancéolé, crénelé vers l'extrémité ; les nervures latérales sont de deux sortes : les grandes, distantes et recourbées vers le haut, sont sculptées en creux sur la face supérieure, à peine visibles, mais aussi plutôt en creux, sur la face inférieure, où le réseau ne fait pas saillie ; le pétiole dépasse 1^{cm} ; le limbe mesure 7 à 9^{cm} de long sur 2 à 3^{cm} de large. La panicule terminale, peu ramifiée, ne dépasse que très peu les feuilles ; les boutons sont plus gros et les fleurs plus grandes que dans les espèces précédentes. Ce sera le C. sculpté (*C. sculptum* v. T.).

Une autre plante, récoltée par M. Humblot, en 1882, sur la côte orientale, à Mahavelona (Foulepointe), a de grandes feuilles à ligule persistante, dont le pétiole mesure 1^{cm},5, et le limbe ovale allongé 12^{cm} sur 5^{cm}, à sommet arrondi et un peu émarginé, à réseau de

nervures fortement saillant en bas et presque autant en haut. La panicule terminale solitaire est ici plus courte que les feuilles, très rameuse et à rameaux très rapprochés, très dense. Ce sera le C. dense (*C. densum* v. T.).

M. Humblot a trouvé encore, sur la côte occidentale, à Nossi Bé, une plante (n° 141) à feuilles très coriaces, longuement pétiolées, à limbe atténué à la base, atténué d'abord, puis arrondi au sommet où le bord est crénelé, à réseau de nervures saillant en bas, visible mais peu saillant en haut. Le pétiole mesure plus d'un centimètre, le limbe 8 à 9^{cm} de long sur 2^{cm},5 à 3^{cm} de large. La panicule terminale est plus longue que les feuilles, très ramifiée et très lâche. Ce sera le C. coriace (*C. coriaceum* v. T.).

Boivin a récolté sur la côte orientale, à Nossi Burrah (île Sainte-Marie), un arbuste à tige épaisse, noire, à écorce fendillée en long et en travers, comme quadrillée, à feuilles brièvement pétiolées, à limbe étroit et long, mesurant 14 à 15^{cm} sur 3^{cm},5 à 4^{cm}, atténué à la base, arrondi au sommet où il porte de petites dents espacées, à réseau de nervures visible sur les deux faces ; la ligule bidentée, épaisse et noire, est persistante. La panicule terminale est solitaire, plus longue que les feuilles, dépassant 20^{cm}, à gros pédoncule, ne produisant que quelques branches à la base. Ce sera le C. nigricaule (*C. nigricaule* v. T.).

Le même voyageur a rapporté de la même région un arbuscule très rameux à branches dénudées, ne portant de feuilles qu'au sommet des rameaux, ce qui montre qu'elles sont caduques. La tige est mince et grisâtre ; la feuille est plus courte et plus longuement pétiolée, à ligule caduque. La panicule terminale solitaire est beaucoup plus petite, plus grêle et moins rameuse que dans l'espèce précédente. Ce sera le C. dénudé (*C. denudatum* v. T.).

Dans ces diverses espèces, la structure de la tige et de la feuille offre aussi quelques modifications intéressantes, qui viennent s'ajouter, chez plusieurs d'entre elles, aux différences de forme extérieure pour achever de les caractériser.

Dans la tige, le cristarque est toujours bien développé, avec de plus ou moins larges discontinuités ; il est séparé de l'épiderme le plus souvent par deux assises, quelquefois par trois ou quatre assises provenant d'un recloisonnement précoce. Dans ce dernier cas, il peut demeurer simple (C. de Chapelier), ou se doubler en dedans par des cellules semblables (C. sculpté, nigricaule), ou se renforcer en dehors par la différenciation de séries radiales de trois ou quatre cellules semblables, qui forment à sa surface comme autant de crêtes saillantes (C. de Thouars), ou se renforcer à la fois en dehors

de cette manière et en dedans par la différenciation de nombreuses cellules corticales internes (C. de Lastelle). Il se forme quelquefois des cellules scléreuses dans l'écorce (C. de Lastelle), dans la moelle (C. ovale) ou dans le liber secondaire (C. de Bréon, de Lastelle, nigricaule). Le périderme s'y fait toujours dans l'exoderme, en exfoliant l'épiderme ; dans le C. ovale seul, je l'ai vu naître par places dans l'épiderme. On sait qu'il est épidermique dans le C. obtusifolié. Le liège a le plus souvent ses parois épaissies et lignifiées (C. de Bernier, de Chapelier, de Bréon, sculpté, dense, etc.); quelquefois il les garde minces (C. dénudé). Le phelloderme est toujours peu développé et demeure parenchymateux, même dans un âge avancé.

Dans le pétiole de la feuille, le cristarque est moins développé que dans la tige ; la moelle de la méristèle y renferme parfois des cellules semblables (C. de Lastelle). Dans le limbe, l'épiderme, toujours lignifié en dehors sous la cuticule, n'offre parfois que çà et là une cellule gélifiée, qui ne fait pas saillie en dedans (C. de Chapelier, sculpté, dense) ; le plus souvent toutes ses cellules se gélifient plus ou moins fortement et beaucoup plongent dans l'assise palissadique (C. ovale, de Thouars, de Bernier, de Bréon, coriace, dénudé). L'écorce renferme quelquefois un grand nombre de fibres rameuses, détachées des faisceaux fibreux péridesmiques des méristèles et se dirigeant vers l'épiderme sous lequel elles rampent, surtout en haut (C. de Chapelier, sculpté); ailleurs, elle n'a que de rares fibres errantes (C. ovale, dénudé) ; le plus souvent elle en est dépourvue. Les méristèles, qui ne sont pas cloisonnantes, ont d'ordinaire une bande de cristarque endodermique en haut seulement, rarement aussi en bas (C. ovale, sculpté).

En comptant le C. obtusifolié, c'est un total de douze espèces distinctes de Campylospermes, croissant à Madagascar, qui se trouvaient jusqu'à présent réunies sous le même nom, et sous un nom qui ne leur convient à aucune, bien mieux, qui appartient à une espèce étrangère à la région. Nouvel et frappant exemple, à ajouter à tous ceux que j'ai déjà signalés dans mon Mémoire, de la grande confusion qui règne dans les Herbiers au sujet des plantes de cette famille et qu'il est grand temps de dissiper.

4. *Résumé.* — Par ce triple apport, huit de l'Inde et de Ceylan, six de la presqu'île Malaise et de la Malaisie, onze de Madagascar, le genre Campylosperme se trouve maintenant enrichi de vingt-cinq espèces nouvelles, ce qui porte à quarante-quatre le nombre de ses espèces actuellement connues. Ainsi constitué, il est répandu à la fois en Malaisie et dans la presqu'île Malaise, où il a neuf espèces,

dans l'Inde et Ceylan où il en a douze, et à Madagascar où il en a vingt-deux.

Une fois de plus, on voit par là combien, même aujourd'hui, l'étude attentive de la morphologie externe et de la structure des nombreux échantillons lentement accumulés au cours du dernier siècle dans notre riche Herbier du Muséum, peut encore être profitable à la Science, non seulement en distinguant des formes jusqu'ici confondues, en caractérisant des espèces jusqu'ici méconnues comme telles, mais encore en délimitant avec plus de précision l'aire géographique des genres.

Sur le continent africain, le genre Campylosperme n'est représenté jusqu'ici que par une seule espèce, le C. de Dybovski, trouvé sur la côte occidentale, au cap Lopez, par M. Dybovski en 1894 et récolté de nouveau tout récemment, en 1902, dans la même région, par M. Chevalier. Déjà très séparée de toutes les autres par son habitat géographique, cette remarquable espèce, dont la fleur est encore imparfaitement connue, s'en distingue aussi par divers caractères, notamment par son embryon oléo-amylacé.

Il se peut que, parmi les espèces de la même région dont l'inflorescence est une panicule et qui ont été classées par moi dans le genre Monélasme (*Monelasmum* v. T.) (1), mais où la conformation de l'embryon n'a pas encore pu être étudiée, ce qui rend ce classement provisoire, il y en ait où l'embryon est également isocotylé, accombant et oléo-amylacé, et non, comme dans les vrais Monélasmes, hétérocotylé, incombant et oléagineux. Celles-là devront, dans l'avenir, ou bien être rangées aussi dans le genre Campylosperme, ou bien constituer, autour du C. de Dybovski, un groupe générique nouveau, propre à l'Afrique occidentale.

25. Genre **Campylocerque.**

Les Campylocerques (*Campylocercum* v. T.) diffèrent, comme on sait (2), des Campylospermes par la nature de l'inflorescence terminale, qui est une grappe spiciforme composée, en forme de queue plus ou moins longue, et non une panicule. On n'en connaissait jusqu'à présent que trois espèces, originaires, une de Cochinchine, une de Bornéo et une de Java. On va voir que ce genre est aussi représenté dans l'Inde.

(1) *Loc. cit.*, p. 326.

(2) Ph. van Tieghem, *Sur les Ochnacées* (Ann. des Sc. nat., 8e série, Bot., XVI, p. 194 et p. 305, 1902.

Hohenacker a récolté dans le territoire de Canara, près de Mangalor, une plante (n° 89) distribuée dans les Herbiers en 1849 sous le nom de *Gomphia angustifolia* Vahl. De cette espèce, elle diffère d'abord par ses feuilles qui sont caduques, rapprochées en petit nombre au sommet des rameaux dénudés, plus petites, ne mesurant que 7 à 9^{cm} de long sur 2 à 2^{cm},5 de large, foncées et luisantes sur les deux faces, à nervures latérales très peu saillantes. Elle s'en distingue aussi par l'inflorescence terminale, qui est non une panicule, mais une grappe spiciforme d'ombellules, en forme de queue, plus courte que les feuilles. C'est donc bien un Campylocerque, et ce sera le C. paucifolié (*C. paucifolium* v. T.).

Sous le même numéro et sous le même nom, le même collecteur a distribué une seconde espèce du même genre, qui diffère de la première, d'abord par des feuilles persistantes, plus grandes, mesurant 9 à 11^{cm} de long sur 2^{cm},5 à 3^{cm},5 de large, plus claires, à réseau de nervures plus visible, ensuite parce que les feuilles supérieures du rameau portent à leur aisselle des inflorescences pareilles à la terminale. Ce sera le C. de Hohenacker (*C. Hohenackeri* v. T.).

Metz a rapporté de l'Inde, en 1858, une troisième plante (n° 2225), qui ressemble à la première par son inflorescence, mais en diffère nettement par ses feuilles plus grandes, mesurant 10 à 13^{cm} de long sur 3 à 3^{cm},5 de large, jaune rougeâtre sur les deux faces, luisantes en haut, à réseau de nervures un peu plus visible, surtout en haut. Ce sera le C. de Metz (*C. Metzi* v. T.).

La structure de la tige et de la feuille est la même dans ces trois espèces. Dans la tige, le cristarque externe est bien développé, à deux rangs de l'épiderme. Le périderme se forme dans l'exoderme, avec un phelloderme parenchymateux. Dans la feuille, l'épiderme est entièrement lignifié, sans cellules gélifiées; les méristèles sont cloisonnantes, avec bande de cristarque en haut seulement.

Ces trois espèces de l'Inde portent à six le nombre des Campylocerques actuellement connus. Elles étendent, en même temps, vers l'ouest l'aire géographique du genre.

26. Genre **Cercanthème.**

Les Cercanthèmes (*Cercanthemum* v. T.) diffèrent, comme on sait (1), des deux genres précédents par leur inflorescence basilaire, qui est une longue grappe spiciforme d'ombellules, en forme de

(1) Ph. van Tieghem, *loc. cit.*, p. 305, 1902.

queue, axillaire des écailles inférieures de la pousse feuillée, ou parfois des feuilles inférieures de cette pousse. Ce genre compte actuellement huit espèces, dont sept habitent Madagascar et une seule la côte orientale d'Afrique, à Zanzibar.

Parmi les premières, l'une des plus remarquables est assurément le C. amplexicaule (*C. amplexicaule* [Hoffman] v. T.). L'Herbier du Muséum renferme bon nombre d'échantillons d'origine diverse, rapportés tous également à cette espèce par Baillon, attribution que j'ai admise dans mon Mémoire (1). Depuis, en les examinant de plus près, j'ai reconnu qu'ils sont en réalité de deux sortes. Dans les uns, trouvés à Nossi Bé par Richard (n^os^ 358 et 675), en 1840, et par Boivin (n° 2195), en 1851, les feuilles, d'ailleurs assez variables de forme et de grandeur, sont vraiment amplexicaules et les épis d'ombellules, qui sont très grêles et très longs, naissent à l'aisselle des feuilles inférieures de la pousse, dont les écailles sous-jacentes sont stériles. Sous ces trois rapports, ils ressemblent bien à l'exemplaire original, récolté par Hildebrandt (n° 3336) à Nossi Komba, en 1880, et peuvent lui être identifiés.

Les autres, trouvés à Madagascar par Chapelier, à Nossi Bé par Pervillé (n° 345) en 1880, et à Nossi Fali par le même voyageur (n° 723) en 1841, en diffèrent d'abord parce que les feuilles, moins brièvement pétiolées, ont bien leur limbe auriculé à la base, mais non amplexicaule, ensuite parce que les épis d'ombellules, qui sont moins grêles et moins longs, naissent plus tôt et plus bas à l'aisselle des écailles basilaires de la pousse feuillée, dont les feuilles inférieures sont stériles, enfin parce que les fleurs y sont roses et non jaunes. Par là, ils représentent une espèce voisine, mais distincte, que je nommerai C. auriculé (*C. auriculatum* v. T.).

Chapelier a rapporté de Madagascar une plante du même genre, que Baillon a identifiée à tort avec le *Gomphia dependens* de A.-P. de Candolle (2). Comparée aux échantillons originaux de A. du Petit-Thouars et à ceux que M. Humblot a récoltés (n° 52) à Foulepointe en 1882, et qui appartiennent bien à la même espèce, elle s'en montre, en effet, très distincte. Tige, pétiole et ligule sont noirs et non jaune clair ; le limbe foliaire est foncé, à bord entier, à réseau de nervures invisible en haut, où il est terne ; visible en bas, où il est luisant, et non clair, à bord denté, à réseau de nervures visible sur les deux faces, qui sont également luisantes ; il est aussi beaucoup plus petit et surtout plus étroit, ne mesurant que 2^cm^,5

(1) *Loc. cit.*, p. 308, 1902.
(2) Baillon, *loc. cit.*, p. 587.

à 3^{cm} de large sur 20^{cm} de long, et la ligule est moitié plus courte, ne mesurant que 7^{mm} de long. Enfin, le long épi grêle y est constamment recourbé en crosse à son extrémité, et non droit. Ce sera donc le C. circiné (*C. circinale* v. T.).

Boivin a trouvé à Nossi Burrah (île Sainte-Marie), en 1851, un arbuste de 3 à 4 mètres, que Baillon a identifié à tort avec le *Gomphia lævigata* de Vahl. La tige, qui est épaisse, noirâtre et cannelée, porte des feuilles rapprochées, brièvement pétiolées, à limbe progressivement atténué à la base, arrondi à l'extrémité où il est muni de petites dents espacées, à réseau de nervures bien visible sur les deux faces, mesurant 12^{cm} de long sur 3^{cm},5 de large. Les fleurs y sont disposées en longues grappes d'ombellules à l'aisselle des écailles basilaires de la pousse feuillée et le style y est tortillé. C'est donc bien un Cercanthème, que je nommerai C. de Boivin (*C. Boivini* v. T.). La tige y forme son périderme dans l'exoderme, et non dans l'épiderme comme chez le C. amplexicaule et le C. auriculé.

Ces trois espèces nouvelles portent à dix le nombre de celles qui représentent à Madagascar le genre Cercanthème, et à onze le nombre total.

27. Genre **Cercinie.**

Les Cercinies (*Cercinia* v. T.) se distinguent, comme on sait (1), par ce que leur inflorescence, au lieu d'être terminale, comme dans les Campylospermes et les Campylocerques, ou basilaire, comme dans les Cercanthèmes, est axillaire des feuilles portées par le flanc de la pousse. On n'en connaissait jusqu'ici que deux espèces, originaires de l'Indo-Chine. On va voir que ce genre est aussi représenté dans l'Inde.

Wight a récolté d'abord dans l'Inde (n° 396), puis à Ceylan, en 1836, une plante distribuée sous le nom de *Gomphia angustifolia* Vahl, mais qui diffère beaucoup de cette espèce par ses feuilles et par son inflorescence. Les feuilles sont plus petites, mesurant 7 à 8^{cm} de long sur 2^{cm} de large, à dents aiguës, à surfaces concolores, mais un peu luisantes en haut et ternes en bas, à réseau de nervures faiblement marqué, surtout en bas. Les fleurs sont disposées en grappes d'ombellules, à l'aisselle des feuilles de la tige, et le pédoncule commun, plus long que la feuille, est aplati dans sa région inférieure dénudée. C'est donc bien une Cercinie, et ce sera la C. de Wight (*C. Wighti* v. T.).

(1) Ph. van Tieghem, *loc. cit.*, p. 194 et p. 309, 1902.

Doumer a récolté dans l'Inde, en 1821, une plante que j'ai trouvée innommée dans l'Herbier du Muséum, provenant de l'Herbier Brongniart. Elle ressemble à la précédente par la disposition de ses grappes d'ombellules à l'aisselle des feuilles de la pousse. C'est donc aussi une Cercinie. Elle en diffère beaucoup par ses feuilles plus grandes, mesurant 13^{cm} de long sur 4^{cm} de large, coriaces, luisantes sur les deux faces, à réseau de nervures saillant des deux côtés, et par ses groupes floraux plus courts que les feuilles. Ce sera la C. de Doumer (*C. Doumeri* v. T.).

Dans ces deux espèces, la structure de la tige et de la feuille est sensiblement la même. Dans la tige, le cristarque est bien développé, séparé de l'épiderme par un seul rang dans la C. de Wight, par deux rangs dans la C. de Doumer. Le périderme est exodermique, à phelloderme mince et parenchymateux. Dans la feuille, l'épiderme est lignifié, avec çà et là une cellule gélifiée ; les méristèles sont cloisonnantes, à bande de cristarque en haut seulement.

L'adjonction de ces deux espèces porte à quatre le nombre des Cercinies actuellement connues et, du même coup, étend considérablement vers l'ouest l'aire géographique du genre.

29. Genre **Diphyllopode**.

Défini comme on sait (1), le genre Diphyllopode (*Diphyllopodium* v. T.) ne renferme toujours que deux espèces de l'Afrique occidentale, savoir le D. de Klaine, du Gabon, qui est le type, et le D. de Zenker, du Cameroun, que j'y ai rattaché. Nommée comme *Ouratea* par M. Engler, mais non encore décrite lors de la publication de mon Mémoire, cette seconde espèce vient d'être publiée par M. Gilg ; son nom devra donc être écrit désormais D. de Zenker (*D. Zenkeri* [Engler et Gilg] v. T.). Pas plus que moi, malheureusement, M. Gilg n'en a observé le fruit. Il subsiste donc au sujet de la conformation de l'embryon une importante lacune dans la connaissance de cette remarquable espèce.

30. Genre **Diphyllanthe**.

Après avoir tout d'abord admis l'identité de l'*Ouratea corymbosa* Engler et de l'*O. Duparquetiana* Baillon, j'ai été amené plus tard, à

(1) Ph. van Tieghem, *loc. cit.*, p. 313, 1902.
(2) Gilg, *loc. cit.*, p. 258, 1903.

la suite d'une comparaison plus attentive, à reconnaître ces deux formes comme espèces distinctes, représentant ensemble le genre Diphyllanthe (*Diphyllanthus* v. T.) dans son état actuel (1). Dans son récent travail, M. Gilg en est resté à ma première opinion et regarde le premier nom comme un simple synonyme du second (2). Je dois me borner ici à cette remarque.

31. Genre **Spongopyrène**.

Dans le genre Spongopyrène (*Spongopyrena* v. T.), au S. allongé (*S. elongata* [Oliver] v. T.), qui en est le type, j'ai rattaché, comme espèces distinctes, le S. bleuâtre, le S. réniforme et le S. de Staudt (3). Dans son récent travail, M. Gilg rapporte directement à la première espèce les échantillons qui, pour moi, représentent la seconde et la troisième ; quant à ceux de la quatrième, il les regarde comme n'étant qu'une simple variété de la première (4).

32. Genre **Rhabdophylle**.

Défini comme on sait, et correspondant exactement à la section *Calophyllæ* du genre *Ouratea* de M. Engler, le genre Rhabdophylle (*Rhabdophyllum* v. T.) comptait dans mon Mémoire vingt et une espèces distinctes, dont cinq déjà décrites et seize nouvelles (5). Dans son récent travail, M. Gilg en énumère seulement douze, dont quatre anciennes et huit nouvelles (6). Il n'y en a que quatre anciennes, parce que le R. discolore (*R. discolor* [Wright] v. T.) a été omis. Des huit nouvelles, il faut tout d'abord retrancher l'*O. febrifuga* Engler et Gilg, qui est une Bisétaire, comme il a été dit plus haut (p. 14). Les sept autres sont les *O. subumbellata*, *stenorrhachis*, *Buchholzii*, *leptoneura*, *acutissima*, *myrioneura et pauciflora*.

La première et la dernière ont été antérieurement décrites par moi. L'*O. subumbellata* de M. Gilg est représenté, en effet, par les échantillons n^os^ 4602 et 4602 *b*, récoltés en Angola par Welwitsch. Or, ces échantillons, rapportés à tort par M. Hiern au R. affine, en

(1) Ph. van Tieghem, *loc. cit.*, p. 317, 1902.
(2) Gilg, *loc. cit.*, p. 258, 1903.
(3) Ph. van Tieghem, *loc. cit.*, p. 318, 1902.
(4) Gilg, *loc. cit.*, p. 258, 1903.
(5) *Loc. cit.*, p. 320 et p. 324.
(6) *Loc. cit.*, p. 248 et suiv.

ont été distingués par moi et regardés comme deux espèces différentes, que j'ai nommées : l'une (n° 4602), R. de Welwitsch (*R. Welwitschi* v. T.), l'autre (n° 4602 *b*), R. à ombelle (*R. umbellatum* v. T.) (1). Elles devront donc conserver leurs noms.

L'*O. pauciflora* de M. Gilg est fondé sur l'échantillon n° 567, récolté au Cameroun par M. Staudt. Or, ce même échantillon a déjà été reconnu par moi comme espèce nouvelle et décrit précisément sous le nom de R. pauciflore (*R. pauciflorum* v. T.) (2).

Les échantillons qui représentent les cinq autres espèces de M. Gilg me sont jusqu'à présent demeurés inconnus. Je les tiens donc, au moins provisoirement, comme distinctes des miennes et réellement nouvelles. Ce seront désormais respectivement le R. sténorachide (*R. stenorachis* [Gilg] v. T.), le R. de Buchholz (*R. Buchholzii* [Gilg] v. T.), le R. leptoneure (*R. leptoneurum* [Gilg] v. T.), le R. très aigu (*R. acutissimum* [Gilg] v. T.) et le R. myrioneure (*R. myrioneurum* [Gilg] v. T.). Ils portent à vingt-six le nombre des Rhabdophylles actuellement connus. L'accroissement prévu de ce genre (3) n'a pas tardé, comme on voit, à se réaliser.

L'échantillon n° 274, récolté par M. Staudt au Cameroun, rapporté d'abord par M. Engler au R. affine, comme variété *acuminata*, puis considéré par moi comme une espèce voisine, mais distincte, sous le nom de R. de Staudt (*R. Staudti* v. T.) (4), est maintenant identifié purement et simplement par M. Gilg avec le R. affine (5), dont il me paraît cependant différer nettement.

Quant au R. d'Arnold (*R. Arnoldianum* [De Wild. et Dur.] v. T.) que MM. De Wildeman et Durand, après l'avoir décrit comme *Ouratea*, ont identifié plus tard avec le R. affine, et dont j'ai rétabli l'autonomie (6), M. Gilg l'admet aussi comme espèce bien caractérisée (7).

33. Genre **Monélasme**.

Caractérisé, comme on sait, à la fois par la conformation si singulière de l'embryon et par l'inflorescence en panicule terminale, le genre Monélasme comprenait jusqu'ici cinquante-cinq espèces, dont

(1) Ph. van Tieghem, *loc. cit.*, p. 322 et p. 323, 1902.
(2) *Loc. cit.*, p. 324
(3) *Loc. cit.*, p. 324.
(4) Ph. van Tieghem, *loc. cit.*, p. 322.
(5) Gilg, *loc. cit.*, p. 257.
(6) *Loc. cit.*, p. 321.
(7) *Loc. cit.*, p. 257.

neuf antérieurement décrites comme *Gomphia* ou comme *Ouratea* par divers auteurs et quarante-six nouvellement distinguées dans mon Mémoire (1).

A la seconde catégorie, je n'ai à faire pour le moment aucune addition, mais la première doit être augmentée ici de quatre unités.

D'abord, c'est par mégarde que les trois espèces récoltées, en 1896, au Congo belge par Dewèvre et décrites en 1901 par MM. De Wildeman et Durand sous les noms de *Ouratea Dewevrei*, *O. pellucida* et *O. densiflora* (2) ont été incorporées dans mon Mémoire au genre Exomicre (*Exomicrum* v. T.) (3). L'inflorescence y étant une panicule terminale, c'est au genre Monélasme qu'il faut les rattacher et ce seront désormais respectivement le M. de Dewèvre (*M. Dewevrei* [De Wild. et Dur.] v. T.), le M. pellucide (*M. pellucidum* [De Wild. et Dur.] v. T.) et le M. densiflore (*M. densiflorum* [De Wild. et Dur.] v. T.).

Ensuite, c'est par oubli que la plante découverte au cap Palmas par Schœnlein et décrite en 1856 par Klotzsch sous le nom de *Gomphia Schœnleiniana* (4) n'a pas été mentionnée dans mon Mémoire. Regardée par Oliver, en 1868, comme une simple variété du *G. reticulata* Pal. de Beauv. (5), elle s'en montre, notamment par ses feuilles à base cordée et amplexicaule, une espèce bien distincte. Ce sera donc le M. de Schœnlein (*M. Schœnleinianum* [Klotzsch] v. T.).

Enfin, c'est peut-être ici le lieu de remarquer que c'est par une faute d'inattention que Planchon a inscrit parmi les *Gomphia*, en l'intercalant entre le *G. Turneræ* J. Hooker et le *G. Vogelii* J. Hooker, qui sont devenus des Monélasmes, un *G. multiflora* A.-P. de Candolle, originaire de Madagascar, qui n'a jamais existé (6). C'est cette faute qui l'a conduit à modifier plus loin en *G. Pohlii* le *G. multiflora* de Pohl, qui doit conserver son nom (7).

Dans le travail récent de M. Gilg, toutes les espèces d'*Ouratea* de la section *Reticulatæ* de M. Engler où l'inflorescence est une panicule terminale paraissent, sous la réserve générale qui sera faite plus loin, devoir être incorporées au genre Monélasme. Elles sont au

(1) *Loc. cit.*, p. 326 et suiv.
(2) De Wildeman et Durand, *Reliquiæ Dewevreanæ*, p. 37 et p. 38, 1901.
(3) *Loc. cit.*, p. 339.
(4) Klotzsch, *Ph. Schœnlein's bot. Nachlass* (Abhandl. der Berliner Akad., 1856, p. 238, pl. IV).
(5) Oliver, *Flora of trop. Africa*, I, p. 321, 1868.
(6) Planchon, *London Journal of Botany*, VI, p. 2, 1847.
(7) *Loc. cit.*, p. 5.

nombre de vingt-quatre, dont sept décrites par divers auteurs antérieurement à mon Mémoire et dix-sept nouvelles. Parmi les premières, figure à juste titre, sous le nom d'*Ouratea*, le M. de Schœnlein, dont M. Gilg, qui a pu étudier l'échantillon original, admet aussi l'autonomie (1).

Parmi les espèces nouvelles, il en est deux, regardées par M. Engler comme de simples variétés du *G. reticulata* P. de Beauvois, que j'ai déjà érigées en espèces distinctes sous les noms de M. de Pogge (*M. Poggei* [Engler comme var.] v. T.) et de M. angustifolié (*M. angustifolium* [Engler comme var.] v. T.) (2). M. Gilg les admet aujourd'hui comme telles et les décrit, comme *Ouratea*, sous les mêmes noms spécifiques (3).

Il en est trois autres, savoir l'*O. bracteata* (Zenker, n° 1762), l'*O. calantha* (Zenker, n° 1845) et l'*O. macrobotrys* (Zenker et Staudt, n° 207 et n° 768), que j'ai déjà distinguées et sommairement décrites respectivement sous les noms de M. côtelé (*M. costatum* v. T.), M. de Zenker (*M. Zenkeri* v. T.) et M. sillonné (*M. sulcatum* v. T.) (4), noms qu'il faudra leur conserver, ceux de M. Gilg devant passer aux synonymes.

Une autre encore (Zenker, n° 1792; Staudt, n° 260), nommée par M. Engler *O. umbricola*, mais non décrite jusqu'alors, l'a été par moi d'abord (5), en attendant la description plus complète que vient d'en donner M. Gilg (6) ; c'est le M. ombricole (*M. umbricola* [Engler] v. T.).

Quant aux onze autres espèces, les échantillons sur lesquels elles sont établies me sont encore inconnus; je les admets donc ici, au moins provisoirement, comme distinctes des miennes. Ce seront désormais les M. de Dinklage (*M. Dinklagei* [Gilg] v. T.), M. épineux-denté (*M. spinuloso-serratum* [Gilg] v. T.), M. brun-pourpre (*M. brunneo-purpureum* [Gilg] v. T.), M. de Sibange (*M. sibangense* [Gilg] v. T.), M. d'Afzelius (*M. Afzelii* [Gilg] v. T.), M. unilatéral (*M. unilateralis* [Gilg] v. T.), M. de Schlechter (*M. Schlechteri* [Gilg] v. T.), M. à courte-grappe (*M. brachybotrys* [Gilg] v. T.), M. de Büchner (*M. Büchneri* [Gilg] v. T.), M. de Bukoba (*M. bukobense* [Gilg] v. T.), M. monticole (*M. monticola* [Gilg] v. T.).

Joint à l'introduction des quatre espèces antérieurement décrites,

(1) *Loc. cit.*, p. 264.
(2) *Loc. cit.*, p. 328.
(3) *Loc. cit.*, p. 269 et p. 272.
(4) *Loc. cit.*, p. 333 et p. 334.
(5) *Loc. cit.*, p. 333.
(6) *Loc. cit.*, p. 259.

l'apport de ces onze espèces réellement nouvelles porte à soixante-dix le nombre de celles qui composent actuellement le genre Monélasme. L'accroissement prévu (1) n'a donc pas tardé à se produire.

Par contre, il faut remarquer que plusieurs des espèces distinguées par moi ont été par M. Gilg confondues de nouveau avec d'autres. C'est ainsi que mon M. interrompu (*M. interruptum* v. T.; Barker, n° 1217) et mon M. de Heudelot (*M. Heudeloti* v. T.; Heudelot, n° 745) sont identifiés par lui avec le M. réticulé (2). C'est ainsi que mon M. macrophylle (*M. macrophyllum* v. T.; Zenker, n° 1848) se confond pour lui avec le M. ombricole (3). C'est ainsi encore que mon M. d'Andongo (*M. andongense* [Hiern comme var.] v. T.; Welwitsch, n° 4604) est identifié par lui au M. de Pogge (4).

Chez bon nombre des espèces classées ici dans le genre Monélasme, on ignore encore la conformation de l'embryon, caractère qui est ici de la plus haute importance, comme on sait, mais sur lequel ni M. Engler, ni M. Gilg n'ont fixé jusqu'ici leur attention et qui ne figure dans aucune de leurs descriptions spécifiques. Il se peut donc que, chez certaines d'entre elles, l'embryon soit reconnu plus tard isocotylé et accombant, comme il l'est, par exemple, dans le Campylosperme de Dybovski, qui croît dans la même région. Celles-là devront alors être retirées de ce genre pour être soit reportées purement et simplement dans le genre Campylosperme, soit groupées autour du C. de Dybovski dans un genre nouveau propre à l'Afrique occidentale, conformément à la remarque déjà faite plus haut p. (28). C'est l'inverse qui s'est produit, comme on sait, pour le M. laxiflore (*M. laxiflorum* [De Wild. et Dur.] v. T.), que j'avais classé d'abord dans le genre Campylosperme, à côté du C. de Dybovski, avant d'avoir reconnu que l'embryon y est hétérocotylé et incombant. Cette double réserve en ce qui concerne la limite des deux genres Campylosperme et Monélasme, qui ont tous deux pour inflorescence une panicule terminale, a déjà été faite dans mon Mémoire (5).

34. Genre **Exomicre**.

Tel qu'il a été défini, c'est-à-dire partageant avec les Monélasmes la singulière structure de l'embryon, mais en différant par l'inflo-

(1) *Loc. cit.*, p. 335.
(2) *Loc. cit.*, p. 267.
(3) *Loc. cit.*, p. 260.
(4) *Loc. cit.*, p. 272 et p. 273.
(5) *Loc. cit.*, p. 337.

rescence, le genre Exomicre (*Exomicrum* v. T.) comprenait dans mon Mémoire dix-huit espèces, dont huit déjà décrites comme *Gomphia* ou comme *Ouratea* par divers auteurs, et dix nouvellement distinguées (1). A ces dernières je n'ai rien à ajouter, quant à présent; mais des premières il convient de retrancher les trois espèces de MM. De Wildeman et Durand tout d'abord indûment rangées ici et qui ont été reportées plus haut dans le genre Monélasme (p. 35). Seul l'*O. coriacea* de ces mêmes auteurs paraît devoir être maintenu dans le genre actuel. Le nombre des espèces se trouve ainsi réduit à quinze.

Par contre, tous les *Ouratea* de la section *Reticulatæ* de M. Engler où l'inflorescence terminale est un simple épi d'ombellules, en forme de queue plus ou moins longue, qui sont énumérés par M. Gilg dans son récent travail, semblent devoir être incorporés à ce genre. Ils sont au nombre de onze, dont quatre antérieurement décrits et sept nouveaux.

Parmi les premiers, figure l'*O. coriacea* De Wildeman et Durand, auquel M. Gilg identifie maintenant la plante de Schweinfurth (n° 3169) que M. Engler rapportait à l'*O. reticulata* comme variété *Schweinfurthii* et dont j'ai fait, dans le genre Monélasme, une espèce distincte, le M. de Schweinfurth (*M. Schweinfurthii* [Engler comme var.] v. T.) (2).

Parmi les derniers, il en est un, l'*O. Oliveriana*, originaire du Cameroun, représenté notamment par l'échantillon de Zenker n° 1077 *a*, qui a été déjà décrit dans mon Mémoire sous le nom de E. creusé (*E. excavatum* v. T.)(3), nom qui devra lui être conservé, celui de M. Gilg passant aux synonymes. Pour les six autres, les échantillons correspondants m'étant jusqu'ici demeurés inconnus, je les admets comme autant d'espèces différentes des miennes et réellement nouvelles. Ce seront désormais les E. de Dusen (*E. Dusenii* [Engler et Gilg] v. T.), E. de Conrau (*E. Conrauanum* [Engler et Gilg] v. T.), l'E. de Cabra (*E. Cabræ* [Gilg] v. T.), l'E. de Scheffler (*E. Scheffleri* [Engler et Gilg] v. T.)., l'E. à faux-épi (*E. pseudospicatum* [Gilg] v. T.) et l'E. sculpté (*E. insculptum* [Gilg] v. T.).

L'apport de ces six espèces nouvelles relève à vingt-et-une le nombre de celles qui composent actuellement le genre Exomicre.

Résumé de la sous-tribu des Campylospermées. — Les additions qui précèdent n'ont pas augmenté le nombre des genres

(1) *Loc. cit.*, p. 338 et p. 341, 1902.
(2) *Loc. cit.*, p. 328.
(3) *Loc. cit.*, p. 340.

constitutifs de la sous-tribu des Campylospermées, qui reste fixé à douze, comme il a été dit dans mon Mémoire (1). Mais elles ont introduit, dans huit de ces genres, cinquante-sept espèces nouvelles, savoir : une Bisétaire, vingt-cinq Campylospermes, trois Campylocerques, trois Cercanthèmes, deux Cercinies, cinq Rhabdophylles, quinze Monélasmes et trois Exomicres. Cette abondante incorporation élève aujourd'hui à cent quatre-vingt-dix-sept le nombre des espèces de cette sous-tribu, toutes localisées comme on sait, dans l'Ancien Monde.

Résumé de la tribu des Ouratéées. — Formée des deux sous-tribus des Orthospermées et des Campylospermées, augmentées chacune, comme il a été dit, la première de sept, la seconde de cinquante-sept espèces nouvelles, la tribu des Ouratéées demeure composée de trente-quatre genres, mais ces genres renferment maintenant quatre cent une espèces.

2. TRIBU DES OCHNÉES.

3. SOUS-TRIBU DES RECTISÉMINÉES.

35. Genre **Ochnelle**.

Défini comme on sait, le genre Ochnelle (*Ochnella* v. T.) compte actuellement douze espèces, sous les réserves faites pour trois d'entre elles dans mon Mémoire (2). Tout d'abord, il y faut ajouter ici l'espèce décrite par F. Hoffmann sous le nom de *Ochna Schweinfurthiana*, classée à tort par M. Engler en 1895 dans la section *Diporidium* du genre *Ochna* et que j'ai, à cause de cela, rattachée au genre Diporide dans mon Mémoire (3). La déhiscence de l'anthère y étant longitudinale, c'est bien une Ochnelle, l'O. de Schweinfurth (*O. Schweinfurthiana* [F. Hoffmann] v. T.).

Parmi les *Ochna* de la section *Schizanthera* de M. Engler qui sont énumérés par M. Gilg dans son récent travail, il faut rattacher au genre Ochnelle les espèces à stipules entières et caduques, à inflorescence simple et ombelliforme, à pistil isomère, à l'exception toutefois de l'*O. Hœpfneri*, devenu, comme on le verra plus loin, le type du genre Proboscelle. Elles sont au nombre de six, dont deux seule-

(1) *Loc. cit.*, p. 342, 1902.
(2) Ph. van Tieghem, *loc. cit.*, p. 343, 1902.
(3) *Loc. cit.*, p. 356.

ment sont nouvelles. C'est d'abord celle que M. De Wildeman a distinguée sous le nom de *Ochna Debeerstii*, sans en avoir encore publié les caractères, et dont M. Gilg a donné par avance une description (1). Ce sera désormais l'Ochnelle de Debeerst (*O. Debeerstii* [De Wildeman] v. T.). C'est ensuite celle que MM. Engler et Gilg ont nommée *Ochna densicoma* (2), et qui sera l'Ochnelle densicome (*O. densicoma* [Engler et Gilg] v. T.).

Cette addition porte à quinze le nombre des Ochnelles actuellement connues.

36. Genre **Polyochnelle.**

Tel qu'il a été caractérisé (3), le genre Polyochnelle (*Polyochnella* v. T.) renfermait jusqu'à présent neuf espèces.

Il y faut rattacher, parmi les *Ochna* de la section *Schizanthera* récemment énumérés par M. Gilg, ceux qui, avec des stipules entières et caduques, avec une inflorescence simple et ombelliforme, ont le pistil polymère. Il y en a dix, dont quatre antérieurement décrits et six nouveaux. Parmi ces derniers, l'*O. congoensis*, nommé par M. Gilg, mais non encore décrit à ce moment, a été déjà caractérisé dans mon Mémoire et incorporé au genre Polyochnelle (4). Les cinq autres, publiés ici pour la première fois comme *Ochna*, seront les P. micranthe (*P. micrantha* [Schweinfurth et Gilg] v. T.), P. fruticuleuse (*P. fruticulosa* [Gilg] v. T.), P. de Gillet (*P. Gilletiana* [Gilg] v. T.), P. polyneure (*P. polyneura* [Gilg] v. T.), et P. hylophile (*P. hylophila* [Gilg] v. T.).

Ces cinq espèces nouvelles portent à quatorze le nombre des Polyochnelles connues aujourd'hui.

36 *bis*. Genre **Biramelle.**

M. Buchanan a récolté en 1891 en Afrique orientale, au Nyassaland, une Ochnacée méristémone (n° 749) que M. Gilg a rapportée tout récemment (5) à l'*Ochna Holstii*, espèce décrite par M. Engler en 1895 et classée par lui dans sa section *Diporidium* (6), ce qui faisait

(1) Gilg, *loc. cit.*, p. 237, 1903.
(2) *Loc. cit.*, p. 241.
(3) Ph. van Tieghem, *loc. cit.*, p. 347, 1902.
(4) *Loc. cit.*, p. 349.
(5) Gilg, *Ochnaceæ africanæ* (Bot. Jahrb. für System., XXXIII, p. 242, mars 1903).
(6) Engler, *Die Pflanzenwelt Ostafrikas* (Theil C, p. 273, 1895).

croire que la déhiscence de l'anthère y est poricide. Aussi avais-je cru devoir, avant de la connaître par moi-même, l'incorporer avec doute au genre Diporide (*Diporidium* Wendland) restauré (1). L'étude de l'échantillon précité m'y ayant montré toute une série de caractères incompatibles avec les Diporides, j'étais loin de croire qu'il pût représenter l'*O. Holstii* et j'en avais fait, dans mes notes, une espèce nouvelle et bien distincte. Puisqu'il en est décidément ainsi, d'après l'autorité de M. Gilg, qui a pu la comparer aux exemplaires originaux, notamment à ceux de M. Holst (n° 2601), c'est donc à l'*O. Holstii* que s'appliquent ces caractères et les conséquences qu'il convient d'en tirer au point de vue de la Classification.

Par son fruit droit, renfermant une graine droite, à embryon droit, accombant et oléo-amylacé, par la déhiscence longitudinale de l'anthère, et par la polymérie du pistil, c'est aux Polyochnelles (*Polyochnella* v. T.) que cette plante ressemble le plus. Mais elle en diffère nettement par l'inflorescence, qui, au lieu d'être simple, est composée et consiste en une grappe raccourcie dont les branches, surtout les inférieures, se ramifient à leur tour en courts grapillons. Cette grappe composée contractée termine un rameau d'un an ayant porté plusieurs feuilles tombées, ou même une branche ayant produit des feuilles plusieurs années de suite. Par là, cette espèce doit être considérée comme le type d'un genre distinct, que je nommerai, d'après ce caractère, Biramelle (*Biramella* v. T.), et ce sera la Biramelle de Holst (*Biramella Holstii* [Engler] v. T.).

Ainsi défini, ce genre est aux Polyochnelles, parmi les Rectiséminées à déhiscence d'anthère longitudinale et à embryon accombant, exactement ce que le genre Disclade (*Discladium* v. T.) est aux Polythèces (*Polythecium* v. T.), parmi les Rectiséminées à déhiscence d'anthère poricide et à embryon incombant.

A la description quelque peu incomplète donnée par M. Engler, il convient donc d'ajouter que, dans la B. de Holst, la grappe est composée, que l'anthère s'ouvre en long et est beaucoup plus courte que le filet, n'ayant que 1^{mm} de long, tandis que le filet a 4^{mm}, que le pistil compte sept ou huit carpelles, avec un style terminé par un petit renflement obscurément lobé, et que, dans le fruit, la graine a un embryon à cotyles latérales, où des cellules à contenu rouge sont mélangées aux cellules amylacées.

Tout ce qui vient d'être dit s'applique également à l'*O. acutifolia*, de la même région, décrit par M. Engler, en 1901 (2) et rattaché

(1) Ph. van Tieghem, *Sur les Ochnacées* (Ann. des Sc. nat., 8e série, Bot., XVI, p. 356, 1902).

(2) Engler, *Bot. Jahrbücher für Syst.*, XXVIII, p. 433, 1901.

aussi provisoirement dans mon Mémoire au genre Diporide (1), puisque M. Gilg regarde maintenant cette espèce comme identique à l'*O. Holstii* (2).

Ainsi caractérisée, la B. de Holst est un bel et grand arbre, qui paraît très répandu dans les régions montagneuses de l'Afrique orientale. C'est, pour le moment, le seul représentant de ce genre.

37. Genre **Disclade**.

Le genre Disclade (*Discladium* v. T.) comprend, comme on sait, les Rectiséminées qui ont l'inflorescence composée, les anthères poricides et le pistil polymère ; il renferme jusqu'ici dix espèces (3). Sous le rapport de la corolle, elles se répartissent en deux groupes distincts et très inégaux. Dans l'un, qui compte huit espèces, la corolle est isomère avec le calice, c'est-à-dire pentamère et les pétales y sont rétrécis à la base, onguiculés ; en un mot, elle est conformée comme partout ailleurs dans la famille. Dans l'autre, qui n'en compte que deux, la corolle est formée de sept à dix pétales, issus d'un dédoublement partiel ou total, ce qui la rend hétéromère, c'est-à-dire polymère, comme le sont déjà l'androcée et le pistil; de plus, les pétales y sont ovales, non rétrécis à la base, sans onglet; en un mot, elle offre une conformation exceptionnelle, sans autre exemple dans la famille.

A ces deux caractères différentiels, déjà par eux-mêmes très frappants, s'il venait s'en ajouter un troisième, tiré d'un tout autre organe, on serait forcément conduit à séparer génériquement ces deux groupes d'espèces. Or, c'est précisément ce qui a lieu, si l'on examine la structure du fruit mûr.

Chacune des drupes constitutives du fruit dans les espèces à corolle pentamère a dans sa graine un embryon droit orienté de telle manière que ses deux cotyles oléo-amylacées sont situées latéralement, de part et d'autre de l'unique plan de symétrie du tégument séminal et du carpelle; en un mot, il est accombant au raphé, comme il a été dit dans mon récent Mémoire en particulier pour le D. du Mozambique (*D. mossambicense* [Klotzsch] v. T.) (4). Dans la drupe des espèces à corolle polymère, notamment du D. luisant

(1) *Loc. cit.*, p. 356, 1902.
(2) *Loc. cit.*, p. 241, 1903.
(3) Ph. van Tieghem, *loc. cit.*, p. 350, 1902.
(4) *Loc. cit.*, p. 353.

(*D. lucidum* [Lamarck] v. T.), il en est tout autrement. L'embryon y est bien encore oléo-amylacé, comme dans le premier groupe, mais il est disposé dans la graine de telle sorte que ses deux cotyles sont antéro-postérieures, coupées en deux par l'unique plan de symétrie du tégument séminal et du carpelle; en un mot, il est incombant au raphé.

En s'ajoutant aux deux précédentes, cette nouvelle différence non seulement conduit à dédoubler le genre Disclade, mais encore exige ce dédoublement. Les espèces à corolle pentamère, à pétales onguiculés et à embryon accombant continueront à former le genre Disclade restreint. Pour les espèces à corolle polymère, à pétales sans onglet et à embryon incombant, on établira un genre nouveau, que l'on nommera Pléopétale (*Pleopetalum* v. T.) (1) et qui sera étudié plus loin.

Ainsi délimité, le genre Disclade ne comprendrait donc plus que huit espèces, s'il n'y avait pas lieu d'en ajouter ici trois nouvelles, originaires de l'Inde, que j'ai trouvées, confondues avec d'autres, dans l'Herbier du Muséum.

La plante récoltée dans l'Inde, au territoire de Canara, par Dalzell et Stockes, distribuée par Hooker et Thomson, en 1859, sous le nom d'*Ochna squarrosa* Linné, a sur sa tige grisâtre des feuilles caduques, qui se développent seulement après la floraison. Elles sont brièvement pétiolées, à ligule bifide, jaune, longue de 7 à 8^{mm}, à limbe ovale lancéolé, muni de petites dents ciliformes, à nervure médiane rouge, à réseau de nervures saillant sur les deux faces, mesurant 8^{cm} à 11^{cm} de long, sur $2^{cm},5$ à $3^{cm},5$ de large.

Située à l'aisselle des feuilles tombées de l'année précédente et terminant un ramuscule sans feuilles ou n'ayant porté qu'une ou deux feuilles, l'inflorescence est une courte grappe ombelliforme, dont les branches inférieures seules sont ramifiées près de leur base et portent chacune deux ou trois pédicelles; elle n'est donc que faiblement composée. Articulés à 2^{mm} environ de la base, les pédicelles sont très longs, mesurant 3 et jusqu'à 4^{cm}, et légèrement renflés sous le calice. La fleur est grande, le bouton ovale ayant 15^{mm} de long sur 7^{mm} de large. Les cinq sépales, qui sont brun clair, mesurent 18^{mm} de long sur 5 à 6^{mm} de large et sont plus tard dressés autour du fruit. Les cinq pétales, aussi longs que les sépales, sont étroits à la base, larges au sommet, cunéiformes. Les nombreuses étamines ont leurs filets assez longs, mesurant 3 à 4^{mm}, les anthères ayant 6 à 8^{mm}. Le pistil, faiblement polymère, ne comprend que

(1) De πλέον, plus, et πέταλον, pétale.

six, rarement sept carpelles et, en conséquence, le style y est très grêle, renflé au sommet en tête lobée.

La tige a son cristarque externe très développé, séparé de l'épiderme par une seule assise, complété et doublé çà et là en dedans par des cellules scléreuses. Le périderme s'y fait dans l'épiderme, avec liège à parois tangentielles épaissies et lignifiées et phelloderme réduit à une seule assise à parois minces. Dans la feuille, le pétiole a aussi un cristarque externe très développé, séparé de l'épiderme par une seule assise. Le limbe a son épiderme fortement gélifié, et les méristèles y ont une bande de cristarque en haut et en bas.

Par tous ces caractères, cette plante se montre une espèce bien distincte, que je nommerai Disclade de Dalzell (*Discladium Dalzelli* v. T.).

La plante récoltée dans l'Inde par Wight, qui porte dans son herbier le n° 471, a été distribuée aussi sous le nom de *Ochna squarrosa* Linné. Elle se distingue aussitôt par la petitesse de ses feuilles, de ses inflorescences et de ses fleurs; je la nommerai D. microphylle (*D. microphyllum* v. T.). La feuille a un pétiole assez long mesurant 2 à 3^{mm}, une ligule bidentée de même longueur et un limbe membraneux, ovale, atténué à la base et au sommet où il se termine en pointe, muni de petites dents ciliformes appliquées vers le haut, à réseau de nervures saillant sur les deux faces, et mesurant 5^{cm} de long sur 2^{cm},5 de large.

L'inflorescence est une courte grappe composée ombelliforme terminant, à l'aisselle d'une feuille tombée, un ramuscule sans feuilles ou n'ayant porté qu'une ou deux feuilles. Les pédicelles, articulés à 2^{mm} environ de la base, sont grêles et courts, ne dépassant pas 10^{mm}. La fleur est petite, le bouton mesurant 5^{mm} et le calice, dressé autour du fruit, ne dépassant pas 8 à 9^{mm}.

La tige a son cristarque bien développé, situé à deux rangs de l'épiderme. Le périderme y naît dans l'épiderme avec liège scléreux et phelloderme sclérifiant en **U** son assise interne. L'écorce renferme des cellules scléreuses, isolées ou groupées en nodules, bouchant çà et là les trous du cristarque ; on en rencontre aussi dans le liber secondaire. Dans la feuille, le pétiole a un cristarque très rudimentaire; le limbe a son épiderme gélifié et les méristèles ont une bande de cristarque en haut seulement.

J'ai trouvé dans l'Herbier de Vahl, communiqué par le Musée de Copenhague, un échantillon innomé, récolté dans l'Inde par Kœnig en 1768, qui est un Disclade à corolle pentamère et à calice dressé autour du fruit, ressemblant au précédent par la dimension de l'inflorescence et des fleurs, mais en différant nettement par des

feuilles beaucoup plus grandes, mesurant 10 à 11^{cm} de long, sur 3^{cm},5 de large. Il s'en distingue encore parce que, dans la feuille, l'épiderme n'est gélifié que çà et là, dans certaines cellules isolées, et que les méristèles ont une bande de cristarque en haut et en bas. Ce sera le D. de Kœnig (*D. Kœnigi* v. T). La grappe composée ombelliforme, tantôt est axillaire des feuilles tombées, tantôt termine un rameau assez long, ayant porté un assez grand nombre de feuilles.

Ces trois espèces nouvelles portent à onze le nombre de celles qui représentent le genre Disclade, dans sa nouvelle et restreinte acception. Il y en a une en Indo-Chine, cinq dans l'Inde, une aux Comores, trois à Madagascar et une à la côte orientale d'Afrique. Cette dernière, anciennement décrite, qui est le D. du Mozambique (*D. mossambicense* [Klotzsch] v. T.), continue d'être le seul représentant du genre sur le continent africain. Dans sa récente énumération, M. Gilg la classe comme *Ochna* dans la section *Diporidium* de M. Engler.

37 *bis*. Genre **Pléopétale**.

Ressemblant aux Disclades par l'inflorescence en grappe composée, les anthères poricides et le pistil polymère, les Pléopétales (*Pleopetalum* v. T.) en diffèrent, comme il a été dit plus haut (p. 43), à la fois par l'incombance de l'embryon et par la polymérie de la corolle. Ce dernier caractère, qui s'ajoute à la polymérie de l'androcée et du pistil, pour ne laisser isomère que le calice, assure à ce genre une place à part non seulement dans la sous-tribu des Rectiséminées, où il inaugure la série des genres à embryon incombant, mais encore dans la famille tout entière des Ochnacées, en même temps qu'il lui donne un grand intérêt au point de vue de la Science générale.

Ainsi défini, il a pour types d'abord la plante de l'Inde, décrite par Lamarck en 1796, sous le nom de *Ochna lucida* et figurée par lui en 1823 (1), puis celle de la même région que A.-P. de Candolle a décrite et figurée en 1811 sous le nom de *Gomphia obtusata* (2). Ce seront respectivement le Pléopétale luisant (*Pleopetalum lucidum* [Lamarck] v. T.) et le P. obtus (*P. obtusatum* [A.-P. de Candolle] v. T.). Ensemble, ces deux espèces, pourtant bien distinctes,

(1) Lamarck, *Dictionnaire*, IV, p. 510, 1796, et pl. CDLXXII, fig. 1, 1823.
(2) A.-P. de Candolle, *Monographie des Ochnacées* (Ann. du Muséum, XVII, p. 411, pl. I, 1811).

ont été identifiées par M. Bennett en 1872 avec l'*Ochna squarrosa* de Linné et nommées *Gomphia squarrosa* (1). Mais, comme je l'ai fait observer déjà dans mon Mémoire, ce nom linnéen doit être abandonné (2).

En décrivant et figurant la première, d'après un échantillon récolté dans l'Inde par Sonnerat, où les fleurs avaient toutes perdu leur corolle, échantillon que j'ai pu examiner dans son Herbier, Lamarck non seulement n'en a pas, naturellement, aperçu la conformation si particulière, mais encore en a nié l'existence : « Les fleurs n'ont point de corolle », dit-il. Mais, dès 1811, A.-P. de Candolle n'a pas manqué de rectifier cette erreur et de signaler ce caractère à la fois dans cette espèce et dans la seconde qu'il y a ajoutée, sans y attacher pourtant toute l'importance qu'il mérite.

A ces deux espèces, l'étude des échantillons de l'Herbier du Muséum m'a conduit à en ajouter deux autres.

Leschenault a récolté en 1820 au sud de la Péninsule de l'Inde (n° 66) des échantillons identiques à ceux de Sonnerat, qui sont, comme on sait, les types du D. luisant. En outre, il a rapporté de Ceylan une espèce voisine de la précédente par la forme de l'inflorescence, la dimension des fleurs et la conformation de la corolle, qui comprend sept à neuf pétales, ainsi que par l'incombance de l'embryon : c'est donc aussi un Pléopétale. Elle s'en distingue nettement d'abord par l'écorce des rameaux feuillés, qui est noirâtre, piquetée de points blancs, et non blanchâtre, ensuite et surtout par la forme, la dimension et la nervation des feuilles. Dans le P. luisant, le limbe est atténué à la base, arrondi, puis brusquement terminé en pointe au sommet, forme caractéristique déjà assez exactement figurée par Lamarck (3) ; les nervures latérales, saillantes surtout en haut, y sont toutes semblables et très rapprochées ; il mesure 6^{cm} à 8^{cm} de long sur $4^{cm},5$ de large. Ici, le limbe, plus coriace, est atténué progressivement vers le sommet comme vers la base, lancéolé, par conséquent ; les nervures latérales, moins saillantes en haut, y sont de deux sortes, les plus grosses assez distantes ; il mesure 12^{cm} à 13^{cm} de long sur 4 à $4^{cm},5$ de large. C'est donc bien une espèce distincte, que je nommerai P. de Leschenault (*P. Leschenaulti* v. T.).

La tige a son cristarque bien développé, séparé de l'épiderme par deux assises. Le périderme y est épidermique, à phelloderme

(1) Hooker, *Flora of brit. India*, I, p. 523, 1872.
(2) *Loc. cit.*, p. 350.
(3) Lamarck, pl. CDLXXII, fig. 1, 1823.

parenchymateux. Dans la feuille, le limbe a son épiderme gélifié; l'écorce y est fortement palissadique en haut et les méristèles y ont une bande de cristarque en haut et en bas, plus développée en haut.

Au cours du voyage de la *Bonite*, Gaudichaud a rapporté de Calcutta, en 1837, une plante (n° 210) donnée par Wallich et nommée par lui *Ochna squarrosa* Linné. Par la forme de l'inflorescence, la grandeur et la conformation des fleurs où la corolle compte dix pétales, ainsi que par l'incombance de l'embryon, elle ressemble au P. luisant, mais elle en diffère, et aussi du P. de Leschenault, par le feuillage. La feuille est membraneuse, rougeâtre, terne en haut, luisante en bas, atténuée à la base et au sommet où elle se termine en pointe, à bord gondolé et finement denté, à nervures latérales toutes semblables, rapprochées et saillantes surtout en haut; elle mesure 12 à 14^{cm} de long sur 5 à 6^{cm} de large. Ce sera le P. de Gaudichaud (*P. Gaudichaudi* v. T.).

La tige, dont la surface est noirâtre, a un cristarque bien développé, séparé de l'épiderme par deux assises. Le périderme s'y forme dans l'épiderme. Dans la feuille, le pétiole a aussi un cristarque bien constitué; le limbe a un épiderme gélifié seulement çà et là dans des cellules isolées; l'écorce est faiblement palissadique et les méristèles ont une bande de cristarque en haut seulement.

L'adjonction de ces deux espèces nouvelles porte à quatre le nombre des Pléopétales actuellement connus, qui sont tous localisés dans l'Inde.

37 *ter*. Genre **Proboscelle**.

Au cours de son voyage au sud-ouest de l'Afrique, du Cunéné au Zambèze, M. Baum a récolté, en septembre et octobre 1899, dans la province méridionale de l'Angola, dite de Mossamédès, une Ochnacée polyandre nouvelle à feuilles caduques, que MM. Engler et Gilg ont rapportée au genre Ochne (*Ochna*), sous le nom de *Ochna Hœpfneri*, sans en avoir encore, que je sache, publié la description.

Tout d'abord, je n'ai pu examiner de cette plante qu'un échantillon en fruits (n° 220). Ils y sont disposés en ombelle simple à l'aisselle des feuilles tombées de l'année précédente. Entouré par un large calice rouge et par les nombreux filets persistants des étamines, chacun d'eux comprend, lorsqu'il est complet, cinq drupes ovoïdes, droites, insérées à la base même ou un peu latéralement, sur un gynophore aplati. Chaque drupe contient une petite graine droite à

tégument rouge, n'occupant que la partie inférieure du noyau, dont le reste demeure vide. L'embryon, également droit, est muni de deux cotyles égales, plan-convexes, appliquées tout du long, situées en avant et en arrière ; en un mot, il est isocotylé et incombant ; il est aussi exclusivement oléagineux. D'après ces caractères, la plante a dû être retirée du genre Ochne, tel que je l'ai limité dans le Mémoire récemment publié, et qui est, comme on sait, le type de la sous-tribu des Curviséminées, pour être reportée dans la sous-tribu des Rectiséminées. Là, en attendant de pouvoir y étudier dans la fleur la conformation des étamines, j'ai cru devoir provisoirement la rattacher au genre Diporide (*Diporidium*), dans la section des Ombellés (*Umbellata*) (1).

Depuis lors, ayant pu examiner aussi un échantillon en fleurs (n° 172), j'y ai observé dans les étamines une conformation tellement singulière, qu'elle exclut la plante non seulement du genre Diporide, mais de tous les autres genres qui composent actuellement avec lui la sous-tribu des Rectiséminées, et qu'elle oblige à la regarder comme le type d'un genre nouveau dans cette sous-tribu.

Chacune des étamines, insérées en assez grand nombre autour de la base du pistil, se compose d'un filet très court et d'une petite anthère ovale, mesurant 1 à 2 millimètres de long, munie de quatre sacs polliniques étroits et s'ouvrant en dedans, de chaque côté, par deux fentes longitudinales très rapprochées, simulant une fente unique ; les deux paires de fentes confluent finalement au sommet en forme de fer à cheval. Dans la fleur épanouie, l'anthère porte sur sa face dorsale, un peu au-dessous du sommet, un mince prolongement cylindrique vertical, trois fois aussi long qu'elle, dans lequel se continue sa méristèle et dont l'extrémité se dilate en un plateau divisé en deux lobes latéraux. Sur ce plateau bilobé, l'épiderme est formé de cellules allongées perpendiculairement à la surface, prismatiques, qui sécrètent un liquide mucilagineux. On dirait donc d'un stigmate bilobé et l'étamine tout entière, ainsi conformée, ressemble à s'y méprendre à un carpelle avec son ovaire, son style et son stigmate. Et, de fait, tous ces faux stigmates, disposés autour du vrai stigmate à cinq lobes peu marqués qui termine le style et situés sensiblement à la même hauteur que lui, offrent le même aspect que lui et, comme lui, tranchent en vert foncé sur la couleur jaune des cylindres qui les portent. En somme, l'anthère est située ici très près de la base de l'étamine et non pas à son extrémité,

(1) Ph. van Tieghem, *Sur les Ochnacées* (Ann. des Sc. nat., 8e série, Bot., XVI, p. 357, 1902).

comme partout ailleurs dans cette famille ; elle est basilaire et non terminale. On pourrait dire aussi que le filet de l'étamine est situé ici au-dessus de l'anthère et non au-dessous.

Jointe à la petite quantité des grains de pollen produits dans ses sacs étroits et courts, cette situation basilaire de l'anthère, qui la maintient éloignée du stigmate, est évidemment défavorable à la pollinisation. Pour comprendre comment cet inconvénient est racheté par le jeu même du prolongement qui la surmonte, il suffit d'étudier un bouton aux diverses phases de son épanouissement.

Dans le bouton encore clos, mais prêt à s'ouvrir, le prolongement filiforme est recourbé et étroitement appliqué sur l'anthère, à son extrémité et le long de sa face interne jusqu'à sa base même. A l'épanouissement, l'anthère ouvre d'abord ses deux fentes et les grains de pollen s'en échappent. Appliqués contre elles à la base et glissant sur elles en remontant, les deux lobes latéraux du prolongement balaient les grains de pollen, qui y sont retenus adhérents sur leur surface visqueuse. Puis, le filament se sépare de l'anthère progressivement et se recourbe vers le haut, d'abord dans sa partie terminale inférieure, puis en remontant sur une longueur de plus en plus grande, à la manière d'une trompe d'éléphant, jusqu'à se trouver à la fin entièrement redressé dans la direction verticale qu'il affecte dans la fleur épanouie. Pendant ce déroulement, il s'accroit notablement ; à peine plus long que l'anthère au début, il acquiert à la fin trois fois sa longueur. C'est même cette croissance, parce qu'elle prédomine sur la face interne ou ventrale du filament, qui en provoque le redressement progressif.

Enlevés à l'anthère inférieure par le frottement du plateau bilobé, les grains de pollen se trouvent de la sorte progressivement portés au niveau du stigmate, sur lesquels, s'il n'y a pas application directe, ce dont il faudrait pouvoir s'assurer sur le vif, ils peuvent du moins être transportés tout aussi facilement que lorsque l'anthère, étant terminale, s'ouvre à ce même niveau. Il se pourrait même que, s'y trouvant dans des conditions favorables, les grains de pollen commençassent à germer au sommet même du filament staminal.

Une telle conformation de l'étamine, munie d'une trompe terminale, à la fois préhensive et élévatrice, qui puise le pollen dans l'anthère sous-jacente pour le porter au stigmate ou tout au moins l'élever jusqu'à son niveau, est un fait jusqu'ici sans exemple, et qui paraît de nature à intéresser la Science générale. Par là, cette plante, qui nous l'offre pour la première fois, mérite bien de devenir le type

d'un genre distinct, que je nommerai Proboscelle (*Proboscella*) (1), et ce sera la Proboscelle de Hœpfner (*Proboscella Hœpfneri* [Engler et Gilg ms.] v. T.).

Pendant le développement du pistil en fruit, les très courts filets des étamines s'allongent sous les anthères d'abord persistantes ; puis les anthères se détachent avec leur trompe, comme d'ordinaire dans cette famille, et les filets continuent à croître jusqu'à atteindre dans le fruit mûr environ 4^{mm} de long, c'est-à-dire au moins huit fois leur longueur primitive.

Laissant, comme il convient, à ses deux auteurs le soin d'en donner une description complète, je me bornerai à faire remarquer ici que cette espèce n'est pas le seul représentant de ce genre.

Le P. Antunès a récolté, en effet, dans la même province, à Huilla, en 1895, une plante (sans numéro) que M. Engler a identifiée avec la précédente dans l'Herbier de Coïmbre. L'ayant étudiée à mon tour, j'y ai aperçu plusieurs différences bien marquées, qui en font certainement une espèce distincte. Les feuilles sont de même forme, mais un peu plus petites, ne mesurant que $4^{cm},5$ à 5^{cm} de long sur 10^{mm} à 12^{mm} de large, au lieu de 6 à 8^{cm} de long sur 15^{mm} de large ; la nervure médiane y est concolore et non rouge ; les petites dents du bord sont plus nombreuses et plus rapprochées ; mais surtout le limbe est arrondi et émarginé au sommet, et non terminé en une pointe mucronée. Le calice fructifère aussi a ses sépales plus petits, ne mesurant que 8^{mm} de long sur 6^{mm} de large, au lieu de 15^{mm} de long sur 8^{mm} de large, et les drupes sont aussi un peu moins grandes. Ce sera la Proboscelle émarginée (*Proboscella emarginata* v. T.).

C'est à ces deux espèces, croissant dans la région méridionale de l'Angola, que se réduit pour le moment ce remarquable genre. Puisque, chez toutes les deux, la graine n'occupe dans le fruit mûr qu'une partie du noyau, le reste demeurant vide et pouvant servir de flotteur, ce caractère doit être joint à la conformation des étamines dans la définition générique.

Ainsi caractérisé et composé, le genre Proboscelle prendra rang dans la sous-tribu des Rectiséminées, parmi les genres à embryon incombant et à inflorescence simple, dont il se distinguera d'abord par la déhiscence longitudinale de l'anthère, puis et surtout par l'extrême brièveté du filet et par la trompe qui en compense le désavantage.

Ce chapitre de mon travail en a été détaché pour être publié séparément, avec figures à l'appui, dans un autre Recueil, dès le mois de

(1) De προβοσκις, trompe.

janvier 1903 (1). C'est seulement le 8 février que j'ai reçu, grâce à l'obligeance de M. Gilg et par anticipation, un exemplaire du tirage à part de son travail, paru un peu plus tard, le 13 mars. Sans donner encore la description de l'*Ochna Hœpfneri* Engler et Gilg, qui demeure pour le moment inédit, M. Gilg classe tout simplement cette espèce dans la section *Schizanthera* de M. Engler, entre l'*O. leptoclada* Oliver et l'*O. Debeerstii* De Wildeman, qui sont, comme on l'a vu plus haut, des Ochnelles, se bornant à la caractériser par des anthères munies d'une corne au sommet : « Antheræ apice manifeste cornutæ » (2). Ce qu'il y a de plus remarquable dans la conformation de l'androcée de cette plante paraît donc lui avoir échappé.

38. Genre **Diporide.**

Tel qu'il a été défini, c'est-à-dire comprenant les Rectiséminées à embryon isocotylé incombant, à inflorescence simple, à corolle isomère, à androcée biporicide et à pistil isomère, le genre Diporide (*Diporidium* Wendland) comptait dans mon Mémoire trente-huit espèces, réparties dans les trois sections des Racémeux (*Racemosa*), des Ombellés (*Umbellata*) et des Uniflores (*Uniflora*) (3).

Il faut tout d'abord ici en retrancher cinq, qui n'avaient été que provisoirement classés dans ce genre. Ce sont : l'*O. Schweinfurthiana* F. Hoffmann, devenu une Ochnelle, comme on l'a vu (p. 39); l'*O. Holstii* Engler et son identique, l'*O. acutifolia* Engler, devenus le type du genre nouveau Biramelle, comme il a été dit (p. 40); l'*O. Hœpfneri* (Engler et Gilg ms.), devenu le type du genre nouveau Proboscelle, comme on vient de l'expliquer (p. 47); enfin, l'*O. purpureo-costata* Engler, reconnu maintenant par M. Gilg comme identique au Disclade du Mozambique (4).

M. Engler a figuré en 1874 (5) le diagramme floral de l'*Ochna leucophlœos* Hochstetter avec un pistil formé de dix carpelles, et cette figure a été reproduite vingt ans plus tard, en 1895, par M. Gilg (6). S'il en était réellement ainsi, cette espèce devrait être retirée du genre Diporide et classée plus loin dans le genre Polythèce. Mais il y a eu certainement erreur, soit dans le dessin du diagramme, soit

(1) Ph. van Tieghem, *Proboscelle, genre nouveau d'Ochnacées* (Journal de Botanique, XVII, p. 1, janvier 1903).
(2) Gilg, *loc. cit.*, p. 233.
(3) *Loc. cit.*, p. 353.
(4) *Loc. cit.*, p. 244.
(5) Engler, *Nova Acta*, XXXVII, 2, pl. XII, fig. 2, 1874.
(6) Gilg, dans Engler, *Nat. Pflanzenfam.*, III, 6, p. 135, fig. 170, A, 1895.

dans la détermination de la plante figurée, car l'*O. leucophlœos* a son pistil formé normalement de cinq carpelles, rarement de six, avec un style terminé par autant de longues branches réfléchies vers le bas et renflées en stigmate au sommet. Cette espèce est donc bien un Diporide.

Il faut ajouter ici deux espèces, déjà écrites comme *Ochna* par Planchon et omises dans mon Mémoire, savoir : l'*O. brevipes*, de l'Inde, dans la section des Ombellés, et l'*O. Walkerii*, de Ceylan, dans celle des Uniflores (1). Ce seront respectivement le D. brévipède (*D. brevipes* [Planchon] v. T.) et le D. de Walker (*D. Walkerii* [Planchon] v. T.).

Parmi les espèces d'*Ochna* énumérées dans la section *Diporidium* de M. Engler par M. Gilg dans son récent travail, il faut rattacher à ce genre celles où l'inflorescence est simple, en forme d'ombelle pauciflore ou uniflore, et où le pistil est isomère. Il y en a quinze, dont onze antérieurement décrites par divers auteurs et citées dans mon Mémoire, et cinq nouvelles. L'une de celles-ci, décrite sous le nom d'*O. monantha* Gilg (2), et représentée par l'échantillon de Gœtze (n° 476), a été déjà distinguée par moi d'avec l'*O. atropurpurea*, auquel M. Engler l'avait identifiée à tort. Je l'ai nommée *D. Gœtzei*, nom qui devra lui être conservé (3). Il en reste quatre, dont je n'ai pas encore pu étudier les échantillons, que je regarde donc comme réellement nouvelles, et qui seront désormais le D. de Holtz (*D. Holtzii* [Gilg] v. T.), le D. du Rovuma (*D. rovumense* [Gilg] v. T.), le D. de Staudt (*D. Staudtii* [Engler et Gilg] v. T.), et le D. rouge (*D. cinnabarinum* [Engler et Gilg] v. T.). La première seule appartient à la section des Ombellés, les trois autres à la section des Uniflores. Encore y a-t-il un doute pour la seconde et pour la troisième, où la description n'indique pas le nombre des carpelles du pistil, doute plus fondé encore pour la quatrième, dont la description n'est pas publiée jusqu'à présent.

Quant à l'*O. Rivæ*, récolté par M. Riva au Somaliland en 1893 (n° 1 618) et décrit par M. Engler en 1897 (4), espèce à fleurs solitaires qui a été omise dans mon Mémoire, puisque M. Gilg l'identifie aujourd'hui avec l'*O. inermis* (Forskäl) Schweinfurth (5), c'est-à-dire pour moi avec le Diporide inerme (*D. inerme* [Forskäl] v. T.), son introduction ne change rien au nombre des espèces.

(1) Planchon, *loc. cit.*, p. 653, 1846.
(2) *Loc. cit.*, p. 247.
(3) *Loc. cit.*, p. 359.
(4) Engler, dans *Ann. del Istituto botanico di Roma*, VII, p. 21, 1897.
(5) Gilg, *loc. cit.*, p. 247.

En tenant compte des cinq soustractions et des six additions ici mentionnées, le genre Diporide se montre maintenant composé de trente-neuf espèces. Parmi les six espèces introduites, il en est une, le D. de Staudt, qui croît au Cameroun; c'est, jusqu'ici, le seul représentant du genre en Afrique occidentale. Son incorporation, si toutefois elle est bien fondée, offre donc un grand intérêt au point de vue de la Géographie botanique, puisqu'elle étend beaucoup vers l'ouest l'aire du genre.

40. Genre **Polythèce**.

Les Polythèces (*Polythecium* v. T.) diffèrent, comme on sait, des Diporides, surtout par la polymérie du pistil; ils sont donc aux Diporides ce que les Polyochnelles sont aux Ochnelles (1). Ainsi défini, ce genre comprenait dans mon Mémoire quarante et une espèces.

Il faut d'abord en retrancher une, puisque l'*O. Fischeri* de M. Engler, que j'avais cru pouvoir, d'après la description, rapporter à ce genre, est regardé maintenant par M. Gilg comme identique au Disclade du Mozambique (2).

Il faut aussi probablement en supprimer une seconde. C'est la plante que M. Engler a rapportée à l'*O. ciliata* Lamarck, de Madagascar, comme simple variété *Hildebrandtii*, que j'ai reconnue en être spécifiquement très distincte, et que j'ai nommée P. de Hildebrandt (*P. Hildebrandtii* [Engler comme var.] v. T.) (3). Dans son récent travail, M. Gilg l'identifie, en effet, purement et simplement avec l'*O. Kirkii* Oliver (4).

Par contre, je ferai remarquer ici que la plante récoltée dans l'Inde par Wight, et distribuée sous le n° 392, est une espèce du genre Polythèce non encore reconnue comme telle.

La tige, épaisse et blanchâtre, porte des feuilles caduques qui n'atteignent leur plein développement que dans l'échantillon en fruits, et portent à leur aisselle autant de gros bourgeons écailleux noirâtres. Elles sont alors coriaces, foncées en haut, rougeâtres en bas, nettement bicolores, à court pétiole noir, à limbe ovale atténué à la base, arrondi au sommet, où il est parfois émarginé, à bord entier, à réseau de nervures très saillant en haut, beaucoup moins en bas. Le pétiole mesure 4 à 5^{mm}, le limbe 11 à 12^{cm} de long sur 4^{cm},5 de large.

(1) *Loc. cit.*, p. 366.
(2) *Loc. cit.*, p. 244.
(3) *Loc. cit.*, p. 372.
(4) *Loc. cit.*, p. 245.

Les fleurs sont disposées tout le long de la tige à l'aisselle des feuilles tombées, en ombelles simples et pauciflores, n'ayant au-dessous d'elles que des écailles distiques. Le pédicelle, assez épais, mesure 1 à 2^{cm} et est articulé très près de la base. Le bouton est gros, ovale, mesurant 10^{mm} sur 6^{mm}. L'anthère est plus longue que le filet ; elle mesure 5^{mm} et le filet 2^{mm}. L'ovaire compte dix carpelles autour de la base du style, qui mesure 15^{mm}, et se termine par un renflement stigmatique obscurément lobé. Le calice persistant est dressé autour du fruit, et ses sépales mesurent 10^{mm} de long sur 6^{mm} de large.

La tige a son cristarque bien développé, presque continu, séparé de l'épiderme par une seule assise. Le périderme y est épidermique, avec liège scléreux et phelloderme sclérifiant en U son assise la plus interne. Le liber secondaire renferme un grand nombre de cellules scléreuses, dont il y a aussi quelques-unes dans l'écorce.

Dans la feuille, le pétiole a son cristarque séparé de l'épiderme par deux rangs en bas, par quatre à cinq rangs en haut. Le limbe a son épiderme gélifié; les méristèles y sont cloisonnantes, rapprochées, à bande de cristarque en haut et en bas.

Par tous ces caractères, notamment par la polymérie du pistil, cette plante se rattache certainement au genre Polythèce et y constitue une espèce bien distincte. Ce sera le P. discolore (*P. discolor* v. T.). Elle porte à douze le nombre des Polythèces actuellement connus dans l'Inde.

Parmi elles figure, comme on sait, le P. brillant (*P. nitidum*) (1). En décrivant et figurant cette espèce, en 1811, comme *Ochna nitida*, A.-P. de Candolle a attribué ce nom à Thunberg (*Prodromus*, p. 67, 1794), et dans mon Mémoire j'ai cru pouvoir admettre cette opinion sans la vérifier. Depuis, j'ai reconnu l'inexactitude de cette citation. Ce nom ne figure pas dans le *Prodromus* de Thunberg. L'espèce doit donc être nommée désormais *P. nitidum* [A.-P. de Candolle] v. T.

D'autre part, il faut rattacher à ce genre plusieurs espèces énumérées par M. Gilg, dans son récent travail, comme *Ochna* de la section *Diporidium* de M. Engler, qui ont l'inflorescence simple et le pistil polymère. Elles sont au nombre de quatre, dont deux antérieurement décrites et deux nouvelles.

La première est le P. beau (*P. pulchrum* [W. Hooker] v. T.) de l'Afrique australe, mentionnée dans mon Mémoire, qui donne lieu à une remarque intéressante.

A en juger par la description que W. Hooker en a donnée en

(1) *Loc. cit.*, p. 368.

1843 (1), cette espèce offrirait dans son périanthe un caractère bien singulier. Dépourvue de calice, elle aurait seulement une corolle, formée de six pétales disposés sur deux rangs. Mais Planchon, qui a étudié l'échantillon original dans l'Herbier de Hooker, a fait remarquer peu de temps après, en 1846, que les pétales y sont tombés et que, par conséquent, le périanthe persistant est en réalité un calice, non une corolle (2). Cette plante n'offre donc, sous ce rapport, rien d'anormal, comme M. Oliver l'a reconnu plus tard, en 1868 (3), et comme j'ai pu m'en assurer, de mon côté, sur un échantillon récolté par Zeyher en 1847 (n° 302). Aussi n'est-ce pas sans étonnement que j'ai vu M. Gilg, dans son récent travail, ne tenir aucun compte de l'observation de Planchon et attribuer encore aujourd'hui à cette espèce, conformément à l'ancienne et fautive description de W. Hooker, un périanthe simple, formé de deux verticilles ternaires : « Flores tepalis 6 (3 sepaloideis, 3 petaloideis) instructi (4) ».

La seconde espèce décrite est l'*O. Rehmannii* Szyszylowicz, récoltée par Rehmann, au Transvaal (5), omise dans mon Mémoire et remarquable notamment par ses étamines, dont les anthères poricides sont munies d'une corne glanduleuse au sommet. Le pistil y étant formé de sept carpelles, avec un style à sept branches libres, ce paraît bien être un Polythèce, le P. de Rehmann (*P. Rehmannii* [Szyszylowicz] v. T.), à moins que ce ne soit le type d'un genre nouveau, comme on l'a vu plus haut pour l'*O. Holstii*. Le fruit n'en est pas encore connu.

Quant aux deux espèces nouvelles, les échantillons correspondants m'étant encore inconnus, je dois les tenir pour distinctes des miennes. Ce seront désormais le P. de Thomas (*P. Thomasianum* [Gilg] v. T.) et le P. citrin (*P. citrinum* [Gilg] v. T.), originaires tous deux de la côte de Zanzibar.

A la suite de ces deux suppressions et de ces quatre additions, le genre Polythèce se trouve compter maintenant quarante-trois espèces, mais son aire géographique n'en est pas modifiée, puisqu'il n'a jusqu'ici aucun représentant en Afrique occidentale.

Résumé de la sous-tribu des Rectiséminées. — En résumé, la sous-tribu des Rectiséminées se trouve maintenant accrue des trois genres nouveaux Biramelle, Pléopétale et Proboscelle, dont

(1) Hooker, *Icones plantarum*, VI, pl. DLXXXVIII, 1843.
(2) Planchon, *London Journal of Botany*, V, p. 655, 1846.
(3) Oliver, *Flora of trop. Africa*, I, p. 317, 1868.
(4) Gilg, *loc. cit.*, p. 234, 1903.
(5) Szyszylowicz, *Polypetalæ discifloræ Rehmannianæ*, Cracovie, 1888

l'introduction porte à dix le nombre des genres constitutifs de ce groupe et lui donne la composition exprimée par le tableau suivant :

Rectisémin. Graine droite. Embryon isocotylé.	accombant. Déhiscence d'anthère	longitudinale. Inflorescence	simple. Pistil	isomère...	*Ochnelle.*
				polymère..	*Polyochnelle.*
			composée. Pistil	polymère.	*Biramelle.*
		poricide. Inflorescence composée. Pistil polymère			*Disclade.*
	incombant. Corolle	isomère. Déhiscence d'anthère	polymère. Anthère poricide. Pistil polymère		*Pléopétale.*
			longitudinale, avec trompe.		*Proboscelle.*
		poricide	bipore. Pistil	isomère...	*Diporide.*
				polymère .	*Polythèce.*
			unipore. Pistil isomère..		*Monoporide.*
	hétérocotylé, incombant				*Hétéroporide.*

Outre les sept espèces afférentes aux trois genres nouveaux, le travail actuel apporte des espèces nouvelles à cinq des genres anciens, savoir trois Ochnelles, cinq Polyochnelles, trois Disclades, six Diporides et quatre Polythèces. En même temps il supprime ou déplace quelques espèces dans trois des genres anciens, savoir deux Disclades, cinq Diporides et deux Polythèces. Au total, il y a apport de dix-sept espèces nouvelles, et le nombre des espèces constitutives de cette tribu, qui était de cent douze dans mon Mémoire (1), se trouve de la sorte porté maintenant à cent vingt-neuf.

4. SOUS-TRIBU DES CURVISÉMINÉES.

42. Genre **Ochne**.

Tel qu'il a été restreint dans mon Mémoire, le genre Ochne (*Ochna* Linné) a pour type l'O. multiflore de A.-P. de Candolle et renferme, en outre, sept formes voisines, où l'inflorescence est aussi une grappe simple terminale, que j'en ai distinguées spécifiquement (2). Toutes sont localisées en Afrique occidentale.

Dans son récent travail, M. Gilg n'admet pas, pour celles de ces formes qu'il a pu étudier, la distinction spécifique que j'y ai reconnue. Pour lui, comme autrefois pour Baillon, il n'y aurait là qu'une seule et même espèce, que, sans tenir aucun compte de la conformation pourtant si remarquable du fruit, de la graine et de l'embryon, en paraissant même l'ignorer, il range tout simplement dans la section *Schizanthera* de M. Engler (3).

(1) *Loc. cit.*, p. 379.
(2) Ph. van Tieghem, *loc. cit.*, p. 380 et p. 385, 1902.
(3) Gilg, *loc. cit.*, p. 233 et p. 239.

43. Genre **Porochne.**

Différant des Ochnes, comme on sait, par les anthères poricides, le genre Porochne (*Porochna* v. T.) comptait dans mon Mémoire six espèces, dont quatre nommées par MM. Engler et Gilg, mais non encore décrites (1).

De ces quatre espèces, deux seulement, la P. d'Antunès (*P. Antunesii* [Engler et Gilg] v. T.), et la P. brunissante (*P. brunnescens* [Engler et Gilg] v. T.) figurent dans le travail récent de M. Gilg, classées comme *Ochna* dans la section *Diporidium* de M. Engler, sans être encore décrites (2). Les deux autres, savoir la P. de Huilla (*P. huillensis* [Engler ms.] v. T.) et la P. davilliflore (*P. davilliflora* [Gilg ms.] v. T.), n'y sont même pas mentionnées. Par contre, M. Gilg a inscrit dans sa liste, à côté des deux premières, deux espèces déjà décrites, paraît-il, l'une par M. Schinz, l'autre par M. Büttner, mais que je ne connais pas encore. Si c'est bien ici leur place, ce seront désormais la P. d'Ascherson (*P. Aschersoniana* [Schinz] v. T.) et la P. du Quango (*P. quangensis* [Büttner] v. T.).

L'addition de ces deux espèces porte à huit le nombre des Porochnes actuellement connues.

44. Genre **Diporochne.**

Défini comme on sait, le genre Diporochne (*Diporochna* v. T.) renfermait, dans mon récent Mémoire, toutes les Curviséminées à anthère poricide où l'inflorescence est composée, parce que chez toutes celles que j'avais pu étudier j'avais constamment trouvé le pistil isomère (3). Si l'on vient maintenant à constater qu'il existe d'autres Curviséminées à anthère poricide et à inflorescence composée où le pistil a constamment plus de cinq carpelles, où il est constamment polymère, on est conduit à dédoubler ce genre. Conservant le nom de Diporochne aux espèces à pistil isomère, on groupera désormais dans un genre nouveau, sous le nom de Pléodiporochne (*Pleodiporochna* v. T.), celles où le pistil est décidément reconnu polymère.

(1) *Loc. cit.*, p. 386.
(2) *Loc. cit.*, p. 235.
(3) *Loc. cit.*, p. 389, 1902.

Ainsi restreint, le genre Diporochne continue à comprendre les dix espèces qu'il renfermait dans mon Mémoire.

Dans son récent travail, M. Gilg énumère, parmi les *Ochna* de la section *Diporidium* de M. Engler, deux espèces à inflorescence composée, l'*O. Gilgiana* Engler et l'*O. padiflora* Gilg. La première, bien que non encore publiée par son auteur, a été étudiée dans mon Mémoire, où je l'ai classée dans le genre Diporochne, après m'être assuré que le pistil y est pentamère. Elle est maintenant décrite par M. Gilg (1). C'est la D. de Gilg (*D. Gilgiana* [Engler] v. T.).

La seconde, représentée par l'échantillon de Welwitsch (n° 4596), a été déjà distinguée par moi d'avec la Diporochne membraneuse à laquelle Welwitsch d'abord, puis M. Hiern l'avaient identifiée à tort, et reconnue comme une espèce distincte, que j'ai nommée D. de Hiern (*D. Hierni* v. T.). C'est bien aussi une Diporochne, car le pistil y est pentamère (2). Elle devra conserver ce nom spécifique, celui de M. Gilg passant aux synonymes.

44 bis. Genre **Pléodiporochne.**

Comprenant, comme il vient d'être dit, les Curviséminées à anthère poricide et à inflorescence composée qui ont le pistil polymère, le genre Pléodiporochne est au genre Diporochne, parmi les Curviséminées, exactement ce que les Polyochnelles sont aux Ochnelles, ou encore ce que les Polythèces sont aux Diporides, parmi les Rectiséminées.

Il ne renferme pour le moment qu'une seule espèce, récoltée au Congo par M. Büttner (n° 33) en 1885, identifiée à tort par MM. Durand et Schinz, en 1896, avec la Diporochne membraneuse (3) et décrite par M. Gilg dans son récent travail comme *Ochna* de la section *Diporidium*, sous le nom de *O. Büttneri* Engler et Gilg (4). J'en ai pu étudier un échantillon en fruits, rapporté de Kimuenza par M. Gillet (n° 1661).

L'inflorescence y est composée, en forme de panicule, et le pistil y compte huit carpelles, dont un seul est développé en une drupe réniforme. C'est donc bien une Pléodiporochne et ce sera désormais la P. de Büttner (*P. Büttneri* [Engler et Gilg] v. T.).

Résumé de la sous-tribu des Curviséminées. — En résumé,

(1) *Loc. cit.*, p. 243.
(2) *Loc. cit.*, p. 390.
(3) Durand et Schinz, *Études sur la flore de l'État indépendant du Congo*, , p. 87, 1896.
(4) *Loc. cit.*, p. 242.

la tribu des Curviséminées se trouve maintenant composée de quatre genres, dont les caractères sont résumés dans le tableau suivant :

Curviséminées. Graine réniforme. Embryon hétérocotylé incombant.	Déhiscence d'anthère	longitudinale			*Ochne.*
		poricide. Grappe	simple		*Porochne.*
			composée. Pistil	isomère	*Diporochne.*
				polymère	*Pléodiporochne.*

En même temps, elle s'est augmentée de trois espèces, deux Porochnes et une Pléodiporochne, ce qui porte à vingt-sept le nombre de celles qui la constituent. Elle demeure néanmoins exclusivement localisée en Afrique occidentale.

5. SOUS-TRIBU DES PLICOSÉMINÉES.

46. Genre **Pleuroridgée.**

Tel qu'il a été défini, le genre Pleuroridgée (*Pleuroridgea* v. T.) comprenait jusqu'à présent quatre espèces, toutes de l'Afrique orientale (1).

Le travail récent de M. Gilg conduit tout d'abord à en supprimer une. L'auteur, qui, en admettant maintenant le genre Brackenridgée d'Asa Gray, lui conserve sa large acception primitive, y regarde, en effet, la P. à dents blanches (*P. alboserrata* [Engler] v. T.), comme identique à la P. de Zanzibar (*P. zanguebarica* [Oliver] v. T.) (2).

Par contre, il y distingue une espèce nouvelle, de la même région, qui sera désormais la P. de Busse (*P. Bussei* [Gilg] v. T.).

Cette compensation conserve donc au genre Pleuroridgée quatre espèces, comme auparavant.

47. Genre **Campylochnelle.**

Caractérisé comme on sait (3), le genre Campylochnelle (*Campylochnella* v. T.) ne comprenait dans mon Mémoire que trois espèces.

Il faut y rattacher maintenant, parmi les espèces énumérées dans le travail de M. Gilg comme *Ochna* de la section *Schizanthera*, celles où les stipules sont persistantes et divisées en segments. Il y en a quatre, dont deux antérieurement décrites et signalées dans mon Mémoire, et deux nouvelles : *O. roseiflora* Engler et Gilg et *O. katan-*

(1) Ph. van Tieghem, *loc. cit.*, p. 399.
(2) Gilg, *loc. cit.*, p. 273.
(3) *Loc. cit.*, p. 400.

gensis De Wildeman (1). De la première, la description n'a pas encore, que je sache, été publiée. De la seconde, elle ne l'a pas été non plus jusqu'à ce moment par son auteur; mais M. Gilg a cru devoir la décrire par anticipation (2). Ce sont désormais respectivement la C. roséiflore (*C. roseiflora* [Engler et Gilg] v. T.) et la C. de Katanga (*C. katangensis* [De Wildeman] v. T.).

Ces deux additions portent à cinq le nombre des Campylochnelles actuellement connues, croissant toutes en Afrique occidentale.

Résumé de la sous-tribu des Plicoséminées. — En résumé, la tribu des Plicoséminées demeure formée des cinq genres qui la constituaient dans mon Mémoire; mais, par suite de l'introduction de trois espèces nouvelles, une Pleuroridgée et deux Campylochnelles, et de la suppression d'une Pleuroridgée, elle se trouve comprendre maintenant vingt espèces, au lieu de dix-huit.

Résumé de la tribu des Ochnées. — Avec ses trois sous-tribus et ses dix-neuf genres, dont quatre nouveaux, la tribu des Ochnées renferme actuellement cent soixante-seize espèces, soit vingt-deux de plus que dans mon Mémoire, addition qui comprend dix-sept Rectiséminées, trois Curviséminées et deux Plicoséminées.

Résumé de la sous-famille des Ochnoïdées. — Ensemble, les deux tribus des Ouratéées et des Ochnées, avec leurs cinq sous-tribus, composent, comme on sait, la sous-famille des Ochnoïdées, qui comprend maintenant cinquante-trois genres avec cinq cent cinqante et une espèces, soit quatre genres et quatre-vingt-six espèces de plus que dans mon récent Mémoire.

Résumé général. — La sous-famille des Elvasioïdées n'étant pas actuellement en cause, on termine ici ce second Mémoire. En ajoutant les quatre genres avec huit espèces qui la constituent aux cinquante-trois genres avec cinq cent cinquante et une espèces qui composent la sous-famille des Ochnoïdées, on obtient, pour la famille des Ochnacées tout entière, telle que mes recherches l'ont désormais circonscrite, un total de cinquante-sept genres avec cinq cent cinquante-neuf espèces.

Sans qu'il soit nécessaire de la reproduire ici, il suffira, dans le tableau général donné à la page 201 de mon Mémoire, d'intercaler dans la sous-tribu des Rectiséminées les trois genres nouveaux : Biramelle, Pléopétale et Proboscelle, et dans la sous-tribu des Curviséminées le genre nouveau Pléodiporochne, comme il a été fait plus haut (p. 56 et p. 59), pour obtenir la liste complète des genres de la famille dans son état actuel.

(1) *Loc. cit.*, p. 232.
(2) *Loc. cit.*, p. 236.

INFLUENCE
DE L'AIR SEC ET DE L'AIR HUMIDE
SUR LA FORME ET SUR LA STRUCTURE DES VÉGÉTAUX

Par M. PH. EBERHARDT

INTRODUCTION

On sait par les expériences d'un certain nombre d'auteurs, que la sécheresse et l'humidité agissent de façon fort différente sur la végétation.

L'influence du climat a donné lieu également à de nombreux travaux.

Tschirch (1), Areschoug (2), Volkens (3) ont démontré que dans les lieux secs il y avait, en ce qui concerne l'épiderme, production d'une cuticule plus épaisse en même temps que diminution du nombre des stomates.

Morren (4) a confirmé ces résultats en constatant que l'épiderme des plantes des localités humides présente plus de stomates que celui de celles qui végétent dans les lieux secs.

(1) Tschirch, *Ueber einige Beziehungen des anatomischen Baues der Assimilationsorgane zu Klima und Standort mit specieller Berücksichtigung des Spaltöffnungsapparats* (Linnæa, XLIII, 1881).

(2) Areschoug, *Der Einfluss des Klimas auf die innere Organisation der Pflanzen* (Bot. Jahrb. von Engler, vol. II, 1882).

(3) Volkens, *Beziehungen zwischen Standort und anatomischen Bau der Vegetationsorgane* (Jahrb. d. K. bot. gartens zu Berlin, II, p. 146, 1884).

(4) Morren, *Détermination du nombre des stomates chez quelques végétaux indigènes ou cultivés en Belgique* (Bulletin de l'Académie royale de Belgique 2e série, XVI, n° 12).

Dans leur travail relatif à l'influence de la transpiration sur la structure des végétaux, MM. Vesque et Ch. Viet (1) ont été amenés à constater que dans l'air sec, où la transpiration est plus active que dans l'air normal, l'épaisseur des feuilles s'accroît, et qu'en outre on observe une cuticule plus épaisse, une augmentation de la sinuosité des parois verticales de l'épiderme, une diminution des méats intercellulaires et un développement plus grand de l'appareil pilifère. Mais leurs recherches ont surtout porté sur l'influence des solutions minérales, de l'ombre et de l'humidité du sol.

Nous signalerons encore les mémoires de MM. Lawes et Gilbert, *Influence de la sécheresse de 1870 sur les récoltes*; Sorauer, *Influence de l'abondance ou du manque d'eau* (Bot. Zeitung, 1878); le travail de M. Leroux, *Influence de l'humidité du sol sur la végétation* (Agriculture nouvelle, 1893), et celui de M. Edmond Gain, *Action de l'eau du sol sur la végétation*, publié en 1895 et sur lequel nous aurons l'occasion de revenir.

Il convient de rappeler aussi les idées déjà anciennes de Linné, Gœthe, Wolf, Gübler, Faure, etc. sur l'influence des milieux cosmiques sur les végétaux :

Linné, dans sa critique botanique, s'exprime ainsi : « La sécheresse, le défaut de nourriture, arrêtent l'accroissement des végétaux. »

« L'altitude peut, dit-il aussi, faire naître le nanisme. »

« Les plantes à station haute sont en général fort petites », et il cite l'exemple très net du Chenopodium qui, en effet, atteint 6 ou 8 décimètres de hauteur en France, 4 ou 5 décimètres dans les Cévennes; au mont Blanc et dans les Pyrénées, il ne s'élève plus qu'à 1 ou 2 décimètres seulement.

Dans le travail de Wolf, *Theoria generationis*, un autre exemple est cité :

« Au milieu des pierres, la Carlina est acaule ; dans une

(1) J. Vesque et Ch. Viet, *De l'influence du milieu sur la structure anatomique des végétaux* (Annales agronomiques, VI, p. 235).

bonne terre, on ne la reconnaît plus tant sa tige est haute. »

Gübler et Faure, à propos d'une étude sur les caractères des flores polaires et montagnardes, s'expriment de la façon suivante :

« Le nanisme est dû à l'action du climat. »

Nous voyons par ces exemples quelle importance il faut attacher à l'action des agents physiques du milieu extérieur dans le développement d'une plante.

Ces agents sont très nombreux et ont été le point de départ, dans ces dernières années, d'importantes recherches, parmi lesquelles il faut citer celles de MM. Gaston Bonnier, Costantin, Dufour, Gain, Lothelier, Russel, etc.

M. Bonnier a tout particulièrement étudié, dans plusieurs mémoires, l'influence des milieux impondérables.

Tout d'abord, dans son « Étude expérimentale de l'influence du climat alpin sur la végétation et les fonctions des plantes » (1), il a montré l'influence manifeste du froid sur le rabougrissement des végétaux.

Plus tard, dans son « Étude comparée des flores du Spitzberg et de la région alpine » (2), il a constaté et mis en évidence l'influence, sur les mêmes espèces, de l'humidité de l'air et de l'éclairement.

« L'influence de l'humidité sur les plantes, dit-il, se traduit par une différenciation moindre de tous les tissus. Dans les feuilles, le tissu en palissade diminue ou tend à disparaître, les lacunes sont moins abondantes, la cuticule moins épaisse. »

Et tout récemment encore, dans un mémoire présenté à l'Académie des Sciences (3), il a fait ressortir l'action, sur la structure des végétaux, des saisons de pluie de la région méditerranéenne, séparées par une saison de sécheresse,

(1) *Étude sur la végétation de la vallée de Chamonix* (Revue générale de Botanique, II, p. 513).

(2) *Les plantes arctiques et les plantes alpines* (Revue générale de Botanique, VI, p. 525).

(3) G. Bonnier, *Cultures expérimentales dans la région méditerranéenne. Modifications de la structure anatomique* (C. R. de l'Ac. des Sc., t. CXXXV, 1902).

et entraînant des modifications anatomiques importantes si on les compare aux mêmes plantes cultivées sous le climat de Fontainebleau.

« D'une manière générale, écrit-il, dans la tige, le bois de printemps formé en mars, avril et mai, est bien développé dans la région méditerranéenne et renferme de nombreux vaisseaux, souvent d'un calibre plus grand que ceux qui leur correspondent dans les plants de même espèce cultivés à Fontainebleau. » Il signale, en outre, un plus grand développement du tissu fibreux dans toutes les plantes développées aux environs de Toulon.

Comme on le voit par ce qui précède, tous ces savants se sont occupés des influences du climat, de l'humidité ou de la sécheresse du sol. Or, à elle seule, l'influence du climat comprend à la fois celles du sol, de l'air et de l'éclairement, elle est fonction de plusieurs variables qu'il est nécessaire d'isoler et d'étudier séparément.

Le but de ce travail a été de rechercher quelle était l'influence générale de l'air seul, soit sec, soit humide, par comparaison avec l'air normal.

M. Lothelier, au cours de sa remarquable étude sur les plantes à piquants, a bien déterminé l'influence exercée par l'état hygrométrique, mais il a borné son étude à ces seules plantes; de plus, cet auteur, dans les premières pages de son travail, a écrit la phrase suivante :

« Les résultats obtenus dans l'air normal, étant conformes à ceux qui viennent d'être décrits dans l'air desséché par l'acide sulfurique, dans toutes les expériences qui suivent, l'air sec a été remplacé par l'air normal. »

N'y aurait-il donc aucune différence entre les plantes poussant dans l'air normal ou l'air desséché? On voit que cette question mérite d'être traitée pour elle-même, et qu'il était nécessaire d'établir des expériences en faisant varier le plus possible l'état hygrométrique de l'air.

(1) Lothelier, *Influence de l'état hygrométrique et de l'éclairement sur les plantes à piquants* (Revue générale de Botanique).

J'ai donc entrepris cette étude de morphologie expérimentale, et, dès les premières expériences, je me suis rendu compte que le fait de dessécher fortement l'air autour d'une plante entraîne des variations fort importantes de forme et de structure.

C'est l'exposé de ces modifications qui fait l'objet de mon travail.

J'ai en outre étendu les expériences de M. Lothelier à des plantes prises dans les familles les plus différentes et les résultats de mes recherches m'ont conduit à énoncer des conclusions générales que l'on trouvera plus loin.

Ce travail a été fait au laboratoire de Botanique de la Sorbonne et dans les champs d'expériences du laboratoire de Biologie végétale de Fontainebleau. Je remercie mon Maître, M. Gaston Bonnier, membre de l'Institut, de la bienveillante hospitalité qu'il a bien voulu m'accorder ainsi que des savants conseils qu'il n'a cessé de me prodiguer.

J'adresse aussi mes remerciements à MM. E. Colomb et L. Dufour pour l'intérêt qu'ils ont bien voulu prendre à mes recherches.

EXPOSÉ DE LA MÉTHODE SUIVIE

Mes expériences, réparties sur trois années successives, ont été de deux sortes : les unes ont porté sur des plantes en germination qui par conséquent ont développé tout leur appareil aérien dans les milieux soit sec soit humide ; les autres, surtout pour les espèces ligneuses, se sont adressées, non plus à des germinations, mais à des branches comparables, prises sur un même pied et comptant, au moment de la mise en expérience, le même nombre de feuilles, autant que possible de mêmes dimensions.

Les plantes en expérience, placées dans les différents milieux, et les plantes témoins poussant dans l'air normal, étaient d'ailleurs dans des conditions absolument identiques, c'est-à-dire dans le même sol, avec le même degré d'hygroscopicité, et exposées au même éclairement.

Le dispositif était le suivant :

Lorsque les plantes étaient dans des pots, ceux-ci étaient vernissés et la surface de la terre recouverte de lames de verre ; ces lames ne laissaient passer que la base de la tige, et étaient mastiquées sur leurs points de contact, de façon à empêcher la vapeur d'eau émise par la terre humide de pénétrer à l'intérieur des cloches que je plaçais au-dessus.

Dans certaines des cloches de verre qui recouvraient les plantes, j'entretenais un air saturé d'humidité, grâce à la présence, à leur intérieur, d'un certain nombre de flacons à large col, remplis d'eau, et, dans les autres, un air constamment desséché par la présence d'acide sulfurique réparti suivant le même dispositif.

Quand il s'agissait d'espèces ligneuses, et que je m'adres-

sais à des branches, comme je l'ai dit plus haut, je me servais de cloches plus grandes en hauteur, renversées et reposant sur une petite tablette de bois maintenue par quatre pieds, à la hauteur de la branche mise en expérience. La pousse qui devait se développer était amenée jusqu'à l'ouverture ménagée par la douille de la cloche et maintenue par un tampon de coton.

La partie supérieure de la cloche était fermée par une lame de verre mastiquée sur les bords et percée de deux trous par lesquels passaient deux tubes de verre, ceux-ci étaient ordinairement fermés, nous verrons plus loin à quoi ils servaient.

A l'intérieur de la cloche, et étagés tout le long de sa hauteur, étaient suspendus un certain nombre de flacons remplis d'acide sulfurique, et pour éviter la formation d'une couche d'acide hydraté et désormais sans action absorbante à la surface de l'acide sulfurique, ce dernier était changé tous les deux jours et remplacé par de nouvel acide sulfurique.

Pour empêcher l'acide carbonique dégagé par la plante d'intervenir comme agent toxique, l'air était remplacé deux fois par jour dans les cloches, et cela au moyen des deux tubes dont j'ai plus haut signalé l'existence. Lors du renouvellement de l'air, ils étaient ouverts ; l'un d'eux était mis en relation, par un tube de caoutchouc, avec un soufflet grâce auquel on envoyait l'air dans la cloche. La pression chassait par l'autre tube l'air confiné qui existait à l'intérieur de celle-ci.

Entre le soufflet et la cloche, l'air envoyé à l'intérieur passait, suivant les besoins, tantôt à travers une éprouvette remplie de chlorure de calcium, tantôt au contraire à travers une éprouvette pleine d'eau.

D'autres plantes étaient cultivées en pleine terre. Dans ce cas, le sol était maintenu à un degré constant d'hygroscopicité de la façon suivante :

Les plantes étaient disposées les unes à côté des autres,

comme l'indique la figure 1, au nombre de trois ou quatre, dans des espaces circulaires A, B, C, recouverts de cloches qui prenaient leur appui sur une lame de verre percée

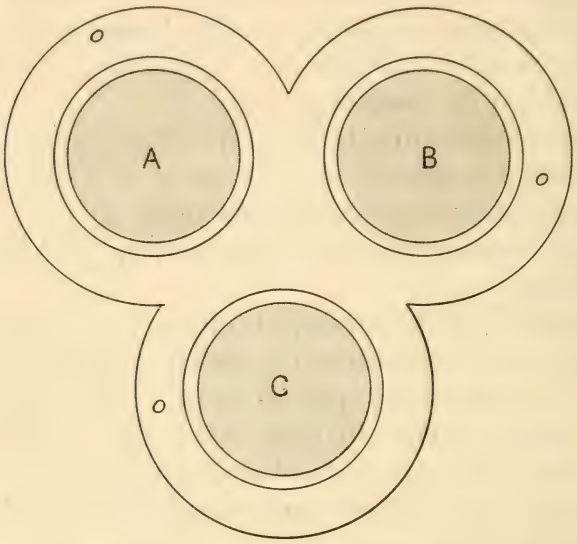


Fig. 1. — A, B, C, espaces circulaires de terrain recouverts d'une cloche prenant leur appui sur des disques de terre *b*. — O, rigole.

d'orifices ne laissant passer que les tiges des plantes, sans permettre la pénétration à l'intérieur de la cloche, de l'eau d'évaporation du sol.

Deux tubes coudés *ab* et *cd* (fig. 2), traversant les lames de verre par des orifices *ad hoc*, permettaient, le cas échéant, l'entrée et la sortie de l'air (les extrémités *b* et *d* étaient, en temps normal, fermées par un tampon de coton).

Dans ces cloches, j'entretenais un air soit sec, soit humide. Pour ce qui est des plantes témoins, c'est-à-dire poussant normalement, je les recouvrais également d'une cloche, de façon à les maintenir dans les mêmes conditions de chaleur et d'éclairement, mais la cloche était séparée de la lame de verre par des cales de bois d'une certaine épaisseur, permettant la libre circulation de l'air extérieur.

Les espaces circulaires A, B, C étaient entourés, sur

tout leur pourtour, par une rigole ayant partout la même profondeur et dans laquelle, tous les jours, on versait une quantité d'eau déterminée.

Pour les cas où j'opérais sur les branches d'une même plante, il n'y avait pas à égaliser l'humidité du sol.

Toutes les fois qu'il s'est agi de choisir des échantillons

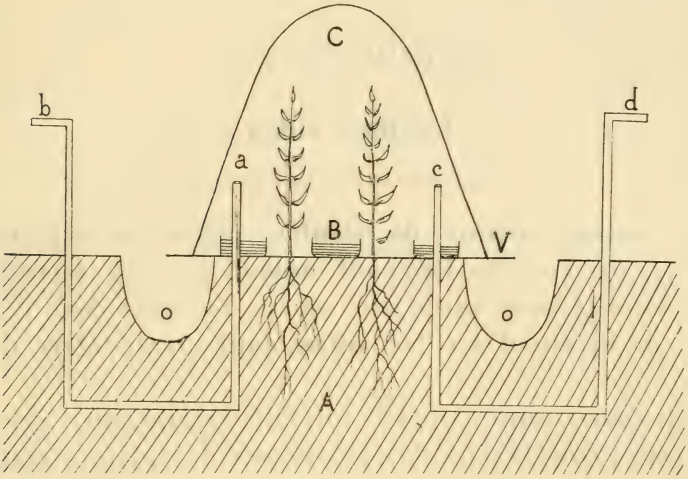


Fig. 2. — A, terrain; B, vases remplis d'eau ou d'acide sulfurique; C, cloche; V, disque de verre; *ab*, *cd*, tubes de verre coudés; O, rigole.

provenant de graines, j'ai employé le système des sélections successives : un lot de graines, de poids sensiblement égal, était mis à germer ; au bout de quelques jours, une première sélection, consistait à enlever toutes les plantes dont le développement était en retard sur les autres ; on répétait quatre ou cinq fois ce triage et, finalement, une dizaine d'échantillons prélevés dans le lot restant étaient mis en expérience ; les plantes définitivement choisies étant aussi semblables que possible, on se trouvait ainsi ne pas avoir à tenir compte d'erreurs pouvant provenir des variations individuelles.

Chaque résultat que l'on trouvera indiqué dans le courant de cette étude est la moyenne de ceux fournis par de

nombreux échantillons, chaque expérience ayant toujours porté sur un certain nombre d'exemplaires de la même espèce.

Les dimensions indiquées dans les tableaux, à propos de la morphologie interne, sont toutes exprimées en divisions arbitraires fournies par l'oculaire micrométrique n° 2 Leitz, avec l'objectif n° 3.

LÉGUMINEUSES

Lupinus albus.

MORPHOLOGIE EXTERNE

Un certain nombre de plantes, mises en expérience comme on l'a précédemment indiqué ont été recueillies deux mois et demi après leur séjour, les unes dans un air privé de vapeur d'eau, les autres dans un air saturé d'humidité.

Signalons, tout d'abord, un fait intéressant : c'est la différence dans la date de la floraison des plantes comparées.

Les premières ont fleuri plus tôt, les secondes plus tard que dans l'air ordinaire (1).

Au moment où l'on recueille les échantillons, on constate tout d'abord que les individus placés dans l'air *sec* ont des dimensions moindres que ceux qui ont développé leur appareil végétatif dans l'air *normal*, et que, inversement, ceux qui ont évolué dans l'air *humide* ont une hauteur plus grande.

Ajoutons que dans ce dernier milieu les plantes sont molles, peu résistantes, presque affaissées sur elles-mêmes, tandis que celles des autres milieux sont fermes, rigides et bien dressées.

On peut voir également que les feuilles sont beaucoup

(1) M. E. Gain a annoncé un résultat semblable à propos de ses recherches sur l'humidité du sol.

plus petites dans le milieu sec ; elles sont bien étalées, et donnent au toucher une impression d'épaisseur plus grande que dans l'air ordinaire, elles présentent des poils plus nombreux, des stipules plus petites et ont une couleur vert foncé.

Au contraire, dans l'air saturé d'humidité, les feuilles ont une surface beaucoup plus grande, elles sont rabattues contre le pétiole, molles, donnent la sensation d'une moindre épaisseur, sont presque lisses, accompagnées de grandes stipules, et présentent une coloration vert jaunâtre, très pâle.

Dans le milieu humide, les folioles sont fréquemment au nombre de sept ou huit, alors qu'on n'en compte que cinq ou six dans les deux autres milieux.

On peut se rendre compte des dimensions comparées des feuilles par la figure 3.

Fig. 3. — Lupin. — I, feuille développée à l'air humide ; II, feuille développée à l'air normal ; III, feuille développée à l'air sec.

Pour préciser les différences de développement des plantes en expérience, donnons quelques chiffres :

Les tiges ont une longueur moyenne de 22 centimètres dans l'air ordinaire, de 20 centimètres dans l'air sec, et de

24 centimètres dans l'air humide, répartis sur huit entre-nœuds dans les trois séries de plantes.

La longueur des pétioles a varié dans le même sens comme on peut le voir dans te tableau suivant :

Nos d'ordre des feuilles.	Air sec.	Air normal.	Air humide.
	centimètres.	centimètres.	centimètres.
1re feuille.....	4	6	7
2e —	4,5	6	8
3e —	5	7	8
4e —	4,5	5	8
5e —	4,5	6	6,4
6e —	4,3	5	6
7e —	4,3	5	5,6
8e —	3,2	4,7	4,9
9e —	3	4	4,5

Nous voyons, d'après ce qui précède, que, dans le milieu humide, la plante tout entière est plus développée et moins rigide que dans le milieu normal, les entre-nœuds et les pétioles y ont une plus grande longueur, les stipules sont plus grandes, les folioles plus nombreuses, plus larges et moins épaisses.

Dans le milieu sec, la plante présente, par rapport à celle de l'air ordinaire, les caractères exactement inverses.

Si nous nous adressons maintenant à l'appareil radiculaire, nous y trouvons quelques particularités intéressantes.

D'abord il est beaucoup plus développé chez les individus dont les organes aériens ont vécu dans l'air sec, tandis qu'au contraire il subit une réduction considérable dans les plantes ayant grandi dans l'air saturé d'humidité.

Dans une note publiée antérieurement (1), j'ai déjà donné une raison de ce phénomène : dans l'air sec, la plante, quoique présentant diverses particularités anatomiques qui ont pour effet de la défendre contre une transpiration exagérée, transpire cependant plus que dans les deux autres milieux; elle a par conséquent besoin, pour continuer à

(1) Eberhardt, *Comptes rendus de l'Académie des Sciences*, t. CXXXI, 1900.

vivre, d'une quantité d'eau plus considérable, elle développe alors un grand nombre de radicelles qui vont à la recherche de l'eau qui lui est nécessaire. Nous verrons plus loin que ce fait est en relation directe avec le développement de l'appareil conducteur de la plante.

Dans l'air saturé d'humidité, au contraire, la plante a une transpiration forcément très faible, elle se défend alors contre l'absorption trop grande de l'eau, par une réduction très sensible du nombre de ses radicelles. Ces faits sont en relation avec le nombre des stomates, qui est plus grand dans l'air sec et beaucoup plus faible dans l'air humide que dans l'air ordinaire.

Un autre point, intéressant à constater, est la plus grande abondance des nodosités sur les racines des plantes poussant dans un air saturé d'humidité. Ces nodosités y sont beaucoup plus développées que dans l'air normal, la proportion variant du simple au double, tandis que dans l'air sec, au contraire, elles sont, en bien moins grande quantité et peuvent même souvent, dans ce cas, faire complètement défaut.

M. Gain (1) a remarqué et signalé ce fait que les Légumineuses recueillies par lui dans des stations très sèches d'Algérie, présentaient, en général, un moins grand développement de nodosités que celles poussant en France dans des localités moins arides.

Il en a conclu que ce résultat, concordant avec ses expériences personnelles (2), était dû à l'influence de la sécheresse du sol. Or, dans mes expériences, le même degré d'hygroscopicité existait dans le sol où se développaient mes plantes; par conséquent, il n'est pas douteux que, dans ce cas, ce fait doive être attribué à l'influence de l'air sec.

Au-dessus d'un sol sec, l'atmosphère est toujours moins

(1) E. Gain, *Comptes rendus de l'Académie des Sciences*, 12 juin 1893.
(2) E. Gain, *Mission scientifique de physiologie végétale en Algérie et en Tunisie.*

chargée d'eau qu'au-dessus d'un sol humide; cela se produit naturellement dans les contrées désertiques dont le sol est peu humide, où, de plus, des vents desséchants balayent fréquemment l'atmosphère en contact avec le sol, et tendent par conséquent à exagérer encore la sécheresse de l'air, en augmentant l'évaporation; il est donc bien évident que l'air sec, dans ce cas particulier, réalisé par la nature, exerce l'influence que je lui attribue dans mes expériences. Il est du reste possible, et même vraisemblable que la sécheresse du sol et celle de l'air aient agi dans le même sens et combiné leurs effets dans les cas signalés par M. Gain.

MORPHOLOGIE INTERNE

Tige. — Des coupes faites à la même hauteur dans des entre-nœuds comparables nous ont donné les résultats suivants :

a. *Milieu normal.* — En allant de la périphérie vers le centre, nous trouvons d'abord un épiderme non cutinisé, présentant simplement une paroi externe un peu plus épaisse que les autres.

Vient ensuite une première assise corticale dont les cellules sont à parois épaissies, puis une seconde assise dont les cellules ont les mêmes dimensions que celles de la première, mais des parois minces : çà et là quelques larges méats existent entre ces deux assises.

A la suite de celles-ci, on en trouve une dizaine d'autres, formées de cellules à parois très minces, intimement unies entre elles et dont les quatre premières sont complètement aplaties dans le sens tangentiel sous la pression du cylindre central, phénomène que j'ai signalé et expliqué précédemment (1).

Les groupes de cellules, qui, plus tard, formeront le sclérenchyme, quoique déjà distinctes des cellules parenchy-

(1) Eberhardt, *Comptes rendus de l'Académie des Sciences, modifications dans l'écorce primaire chez les Dicotylédones*, t. CXXVIII, 1899.

mateuses qui les entourent, par leur forme et leurs dimensions, ne présentent encore aucune trace de lignification dans leurs parois qui ne sont même pas encore plus épaissies que les voisines.

Le liber que nous rencontrons ensuite nous montre ici ses cellules non déformées et précède une assise génératrice libéro-ligneuse très nette.

L'anneau ligneux, épais, compte, dans ses endroits les plus larges, cinq rangées de vaisseaux à lignification peu accentuée et à l'extrémité desquels se voient de gros vaisseaux en formation dont les parois ne renferment pas encore la moindre trace de lignine.

Rien de particulier à signaler dans la moelle formée de grandes cellules à parois minces et de forme polyédrique.

b. *Milieu sec.* — L'épiderme présente ici des cellules un peu plus petites que dans le cas précédent, à paroi externe très épaisse et légèrement cutinisée.

L'écorce qui vient ensuite est en quelque sorte divisée en trois parties très nettement distinctes les unes des autres. La plus externe est composée de trois assises de cellules dont les dimensions vont en augmentant de la périphérie vers le centre. Les cellules des deux premières sont à parois épaisses, celles de la troisième à parois plus minces; la partie la plus interne se traduit par trois assises d'éléments à parois minces, et de très grandes dimensions, étroitement unies entre elles. Séparant la partie externe de la partie interne, se trouvent plusieurs assises de cellules, non plus seulement aplaties tangentiellement comme dans le milieu normal, mais complètement écrasées les unes contre les autres : les deux parois, l'externe et l'interne, sont accolées l'une à l'autre, et toute lumière cellulaire a disparu.

Comme je l'ai démontré dans la note citée plus haut, ce fait nous prouve que l'écorce est ici arrivée à un degré de différenciation plus accentué que dans le milieu précédent.

Le sclérenchyme se traduit ici par des arcs de cellules à parois épaissies, et à lumière très réduite. De place en place, quelques-unes des parois présentent des traces de lignification.

Le liber se compose de cellules petites et fortement aplaties; rien de particulier à signaler dans l'assise génératrice libéro-ligneuse.

L'anneau ligneux est formé de vaisseaux à parois très lignifiées et plus épaisses que dans le milieu normal. La lumière de ces vaisseaux a un diamètre plus grand que celle des vaisseaux de la plante ayant poussé normalement.

Comme dans l'air ordinaire, les cellules de la moelle sont polyédriques, mais elles présentent des angles moins accusés.

c. *Milieu humide.* — L'épiderme n'est pas cutinisé et présente une tendance à l'allongement de ses cellules dans le sens radial; seule, l'assise sous-épidermique présente un léger épaississement de ses parois; les six assises corticales qui lui font suite sont toutes à parois minces, très lâchement unies entre elles et de grandes dimensions. Nous n'avons plus trace ici des assises aplaties ou écrasées rencontrées dans les milieux précédents.

Pas trace non plus de sclérenchyme; les cellules qui, plus tard se transformeront en tissu scléreux ne se distinguent pas encore par l'épaisseur de leurs parois, des cellules parenchymateuses voisines; seules, leurs dimensions permettent de les reconnaître.

L'anneau ligneux n'est pas encore complètement dessiné et de place en place on distingue encore les faisceaux libéro-ligneux primaires que séparent de larges bandes de tissu parenchymateux. Le bois ne présente que deux assises de vaisseaux, et encore les parois de ces derniers ne sont-elles que faiblement lignifiées.

A l'inverse de ce que nous avons trouvé dans les deux cas précédents, les cellules de la moelle sont grandes, à

parois minces; elles présentent de nombreux et grands méats, et rappellent par leur forme et leur disposition, celles de l'écorce interne.

Donnons, en terminant, les dimensions respectives des différents tissus de la tige dans les trois milieux :

Milieux.	Ecorce.	Bois.	Moelle.
Sec	0,9	0,9	9
Normal	1,5	0,7	10
Humide	3	0,3	12

Ces quelques nombres montrent que les dimensions de l'écorce sont réduites dans l'air sec, augmentées au contraire dans l'air humide.

Que celles du bois, augmentées dans le milieu sec sont diminuées dans le milieu humide.

Enfin, que la moelle, subissant des réductions de même sens que l'écorce, réduit son développement en présence de l'air sec et l'augmente, au contraire, en présence d'un excès d'humidité.

Feuille. — 1° *Pétiole.* — Si nous comparons maintenant la structure des pétioles de feuilles semblables, de même ordre et de même âge, la quatrième par exemple en partant de la base, nous pouvons y constater des différences qui sont dans le même sens que celles précédemment constatées sur la tige.

L'épiderme présente partout la même forme de cellules, avec un épaississement plus accentué, toutefois, dans le milieu sec et plus faible dans l'atmosphère humide que dans l'air normal.

Dans le pétiole des plantes ayant poussé à l'air sec, le tissu parenchymateux sous-jacent se montre formé de cellules assez serrées les unes contre les autres et ne laissant que de petits méats dans leurs intervalles, alors que dans celui des plantes développées à l'air normal, ces méats déjà plus grands se transforment en de véritables lacunes dans le milieu humide.

Le sclérenchyme est indiqué dans les trois milieux ; il est néanmoins possible de constater que la lumière des cellules est plus grande dans celui qui est humide que dans le normal, et que, dans le milieu sec un commencement de lignification se manifeste dans plusieurs cellules par une légère coloration verte en présence du vert d'iode.

L'appareil libéro-ligneux se traduit par un certain nombre de faisceaux dont un principal, deux moyens et un certain nombre de plus petits noyés dans la masse du tissu parenchymateux.

En outre des trois principaux qui sont constants, le nombre des faisceaux secondaires varie ; on en compte :

Trois dans le milieu humide ;

Cinq dans le milieu normal ;

Sept dans le milieu sec.

Ce qui porte le nombre des faisceaux libéro-ligneux à :

Six dans l'air humide ;

Huit dans l'air normal ;

Et *dix* dans l'air sec.

De plus, la lignification est plus accentuée dans ce dernier cas ; sensiblement la même dans l'air ordinaire pour le faisceau principal, elle est moins marquée pour tous les faisceaux secondaires.

Le tissu parenchymateux est creusé, au centre, d'une large lacune dont les dimensions varient d'un milieu à l'autre ; très grande dans l'atmosphère humide, elle l'est moins dans le milieu normal et se présente très réduite dans le gaz sec.

2° *Limbe.* — Considérons en premier lieu la nervure médiane :

Nous trouvons un épiderme inférieur qui, légèrement cutinisé dans le milieu sec, ne l'est pas dans les deux autres. Cet épiderme est formé de cellules ayant tendance à un faible allongement radial dans l'air normal, présentant, avec les mêmes formes, des dimensions plus petites dans l'air

sec, et, au contraire, avec des dimensions plus grandes dans l'air humide, un aplatissement tangentiel.

Tout autour du faisceau libéro-ligneux se trouve un véritable manchon de cellules parenchymateuses dans lesquelles nous pouvons, suivant les milieux, remarquer d'assez grandes différences.

Dans l'air ordinaire, ce tissu est formé de cellules à formes arrondies, rarement anguleuses, dont les diamètres vont en diminuant à mesure que l'on va de la périphérie vers le centre de la coupe ; il est facile de distinguer entre ces cellules de larges méats et souvent même des lacunes.

Au contraire, dans l'air sec, le tissu correspondant est compact, composé de cellules polyédriques, laissant à peine çà et là entre elles quelques méats ordinairement de très petites dimensions.

Dans l'air humide, nous ne retrouvons ce tissu à peu près homogène, que dans la partie de la coupe comprise entre l'épiderme inférieur et le faisceau libéro-ligneux ; dans cette région, il est composé de cellules complètement arrondies, laissant entre elles de larges lacunes.

Avec les milieux précédents, la différence s'accentue plus importante encore, sur les côtés latéraux du faisceau libéro-ligneux et dans la partie comprise entre ce faisceau et l'épiderme supérieur. Dans ces portions de la coupe le tissu parenchymateux, est en effet transformé en un tissu lacuneux, à cellules très lâchement unies entre elles, et creusé de vastes chambres à air.

Dans aucun des milieux, nous ne trouvons de sclérenchyme. Rien de particulier à dire sur le liber si ce n'est qu'il est légèrement plus développé dans l'air sec. Mais les différences sont bien accentuées d'un milieu à l'autre dans l'appareil ligneux proprement dit, qui est indiqué dans l'air normal par cinq ou six vaisseaux à parois lignifiées, tandis que dans l'air sec on en compte de quinze à seize dont les parois sont très épaissies, fortement lignifiées, et qui, cependant, possèdent une lumière plus grande que dans l'air normal.

Dans l'air saturé d'humidité, les vaisseaux, inférieurs en nombre à ceux de l'air normal, ont une lumière plus réduite qu'en ce dernier milieu, quoique leurs parois soient d'une épaisseur moindre.

Enfin l'épiderme supérieur se montre avec des cellules légèrement cutinisées dans le milieu sec, et plus petites que dans le milieu normal, alors que la cutinisation n'existe pas dans le milieu humide et que les cellules y ont des dimensions plus grandes.

Les différences signalées plus haut pour les épidermes persistent dans le limbe de la feuille; ajoutons seulement que les poils sont, à la surface de l'épiderme inférieur, plus nombreux dans l'air sec, et moins abondants dans l'air humide que dans l'air normal.

La feuille présente des épaisseurs un peu différentes suivant les milieux, comme nous l'avons déjà dit précédemment, mais les principales différences consistent dans le degré de développement des divers tissus.

Le tissu en palissade, qui, dans les plantes développées à l'air normal, occupe à peu près la moitié de l'épaisseur du limbe, occupe dans celles qui ont évolué dans l'air sec les deux tiers de cette épaisseur; en outre, les cellules palissadiques sont dans ce dernier milieu serrées les unes contre les autres assez étroitement, alors que dans le premier on trouve entre elles, de distance en distance des lacunes très nettes.

Les cellules du tissu lacuneux sont à parois plus sinueuses chez les feuilles du milieu normal, que chez celles poussées à l'air sec et les lacunes dans ce dernier y ont une importance moindre.

Quant au limbe de la feuille développée en présence d'un excès d'humidité, il présente un aspect tout particulier. Le tissu en palissade, si l'on peut nommer ainsi les cellules de forme allongée situées sous l'épiderme supérieur, présente des cellules, la plupart du temps isolées, groupées quelquefois deux par deux et séparées les unes des autres

par de vastes chambres à air; il n'occupe qu'un cinquième environ de l'épaisseur de la feuille.

On trouve, lui faisant suite, un tissu lacuneux à grandes cellules passant insensiblement de la forme allongée des cellules palissadiques à une forme plus arrondie. En réalité, le tissu en palissade que l'on trouve ici, n'est que la continuation du tissu lacuneux sous-jacent.

La feuille de Lupin, qui présente dans le milieu normal un type franchement hétérogène, dont l'hétérogénéité s'accentue encore davantage dans le milieu sec, tend dans le milieu humide à prendre le type homogène.

Enfin l'épiderme inférieur présente dans le milieu sec des cellules plus petites que dans le milieu normal, à parois moins sinueuses et comprend un nombre beaucoup plus grand de stomates. Plus grandes au contraire, que dans le milieu normal, sont les cellules de l'épiderme de la feuille développée à l'air humide, en même temps que les parois

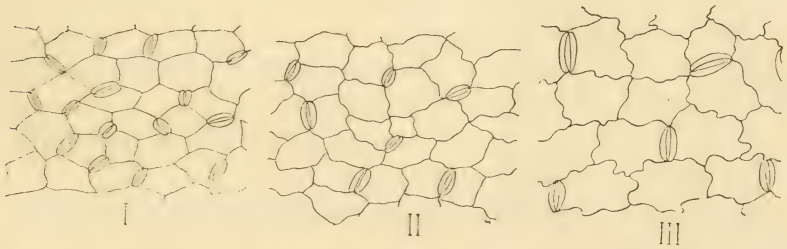


Fig. 4. — Épiderme de la feuille de Lupin. — I, dans l'air sec; II, dans l'air normal; III, dans l'air humide.

sont plus sinueuses, mais le nombre des stomates est plus petit (Voy. fig. 4).

En résumé, nous voyons que pour le Lupin, l'air sec comparé à l'air normal a pour effet :

De hâter la floraison ;

De restreindre la croissance de la plante et d'augmenter sa résistance ;

De diminuer la surface foliaire et la grandeur des stipules ;

De réduire la longueur des entre-nœuds et celle des pétioles;

De donner un plus grand développement à l'appareil radiculaire et de tendre à faire disparaître la production des nodosités;

De diminuer le diamètre des cellules épidermiques;

De réduire les dimensions de l'écorce et de la moelle;

D'accentuer l'homogénéité de ces tissus dans la tige et le pétiole;

D'activer la différenciation du sclérenchyme et le fonctionnement des assises génératrices;

De produire un plus grand développement du bois;

D'augmenter dans la feuille la production des poils et des stomates;

De fournir un plus grand développement du tissu en palissade et de réduire le tissu lacuneux.

La comparaison de l'air normal à l'air humide a montré au contraire que ce dernier :

A retardé la floraison;

A augmenté la croissance en hauteur de la plante et en même temps en a diminué la rigidité ;

A accru la longueur des entre-nœuds et celle des pétioles, ainsi que la surface des limbes ;

A diminué l'appareil radiculaire, et exagéré la production des nodosités.

Dans la tige et le pétiole, l'action de l'humidité :

A augmenté le diamètre des cellules épidermiques, tout en empêchant la formation de la cuticule ;

A donné un plus grand développement à l'écorce et à la moelle tout en arrondissant les cellules, et a augmenté dans ces tissus la présence des lacunes ;

A retardé la formation du sclérenchyme et diminué de beaucoup la différenciation de l'appareil ligneux.

Dans la feuille, elle :

A diminué son épaisseur ;

Allongé les cellules de l'épiderme ;

Réduit le nombre des stomates ;

Augmenté le tissu lacuneux et creusé de grandes lacunes dans le tissu en palissade, que, d'autre part, elle a singulièrement réduit.

Elle tend en un mot à ramener le type anatomique des différents tissus à prendre les caractères de ceux du milieu aquatique.

Mimosa pudica.

Les plantes étudiées provenaient de germinations, elles ont été choisies comme il a été expliqué plus haut et étaient en tous points comparables, lors de la mise en expérience. Elles avaient alors la même hauteur, le même nombre de feuilles, etc.

Au bout de quelque temps, une semaine et demie, elles présentaient déjà des caractères de morphologie externe très différents, les plantes du milieu humide prenaient une avance réelle sur celles du milieu normal, leurs pétioles dépassaient en longueur ceux des plantes normales de près d'un tiers, et les feuilles nouvelles montraient déjà un développement marqué, alors que celles des deux autres milieux ne faisaient qu'apparaître en dehors du bourgeon.

Ces différences continuèrent de s'accroître jusqu'à la fin de l'expérience, en même temps que la teinte des feuilles diminuait de plus en plus d'intensité ; au moment où les échantillons furent recueillis, c'est-à-dire deux mois et demi après la mise en expérience, les feuilles du milieu humide étaient complètement jaunes, sauf les dernières venues.

Les caractères des plantes développées à l'air sec étaient, par rapport à celles développées normalement, exactement inverses de ceux que nous venons de décrire, mais ils ont commencé à s'affirmer un peu plus tard.

Au moment où l'on recueillit les plantes, la hauteur moyenne des échantillons était la suivante :

	Centimètres.
Air sec	17
Air normal	24
Air humide	27

Ajoutons, que les folioles, très adhérentes à la nervure médiane dans les plantes développées normalement, comme dans celles qui ont évolué dans l'air saturé d'humidité, sont, dans l'air sec au contraire, tombées de très bonne heure ; celles des feuilles supérieures se détachent au moindre attouchement, et l'examen anatomique de la région du point d'attache nous a révélé, disons-le de suite, le développement dans ce milieu d'assises qui, dans les deux autres, n'ont pas encore commencé leur évolution.

La chute des folioles a précédé de très peu de temps celle du pétiole dans les feuilles inférieures, et il est facile aussi de constater dans la région du point d'attache l'existence de couches cicatricielles nettement différenciées.

A noter encore un développement plus grand de l'appareil radiculaire dans le milieu sec, et une diminution très sensible de ce même appareil dans les échantillons élevés dans l'air humide.

MORPHOLOGIE INTERNE

Tige. — a. *Air normal.* — L'épiderme a une cuticule de faible épaisseur et des petites cellules ; celles de l'assise sous-épidermique ont des parois légèrement épaissies et sous cette couche viennent ensuite cinq assises de cellules à parois très minces.

Le sclérenchyme forme un anneau complet, interrompu en deux ou trois endroits par des plages de tissu parenchymateux à éléments de petites dimensions.

La différenciation de ce tissu est incomplète, les deux assises supérieures seules prennent la coloration au contact du vert d'iode, les autres n'ont point encore leurs parois imprégnées de lignine et présentent des lumières de plus en

plus grandes à mesure que l'on se rapproche du centre de la coupe.

Les cellules du liber sont faiblement écrasées. Les formations secondaires ont commencé, quoique on distingue encore les faisceaux primaires, séparés par du tissu parenchymateux dans les cellules duquel la lignification a commencé, et se montre très visible dans les deux assises supérieures.

La moelle ne présente de lignification dans aucune de ses cellules, qui toutes sont grandes et à parois minces.

b. *Air sec.* — Les cellules de l'épiderme ont un diamètre moindre et la cuticule est plus épaisse que dans l'air normal.

L'écorce est plus réduite, elle a le même nombre d'assises mais ses éléments sont plus petits ; on y trouve deux assises de collenchyme.

Un arc scléreux, formé de cinq assises de cellules à parois fortement lignifiées et à lumière très faible.

La différence avec le milieu précédent est surtout nette dans l'anneau du bois. Les formations secondaires sont cette fois, en plein développement et l'on a un anneau ligneux complet. Les vaisseaux sont unis par du sclérenchyme à parois très épaisses ; leur diamètre est sensiblement égal à ceux du milieu normal mais ils sont en beaucoup plus grand nombre.

La moelle dont le diamètre est plus faible aussi, nous montre deux sortes de cellules : une zone périphérique à petits éléments dont quelques-uns sont en train de se lignifier, et une zone centrale formée d'éléments plus étendus.

c. *Air humide.* — La cuticule est moins épaisse ici. Les cellules de l'écorce, un peu plus grandes que dans l'air normal, laissent entre elles des méats qui n'existaient pas dans ce dernier milieu. Elles viennent se buter contre plusieurs assises de cellules à forme plus polyédrique, plus petites, mais dans les parois desquelles la sclérification n'a point encore commencé.

Pour ce qui est du bois, quelques vaisseaux seuls sont différenciés dans le méristème et se sont groupés en paquets qui rappelleraient assez volontiers une structure primaire; ils sont séparés par de larges espaces remplis de tissu parenchymateux dont les cellules ne présentent pas trace de lignification.

La moelle, dont le diamètre dépasse celui du même tissu dans l'air normal, est formée de grandes cellules hexagonales à parois minces.

Phaseolus vulgaris.

De nombreux pieds de haricot, après avoir été choisis tous semblables, une fois les cotylédons tombés, ont été mis en expérience, comme il a été dit précédemment et recueillis après deux mois et demi.

Les échantillons développés dans l'air sec ont fleuri environ une semaine plus tôt que ceux de l'air normal; au contraire ceux dont l'appareil végétatif a évolué dans l'air humide ont manifesté un retard d'une semaine et demie en moyenne.

Au moment où les plantes ont été recueillies, plusieurs fruits (de 10 à 15) de 4 à 5 centimètres de longueur étaient visibles dans celles de l'air sec tandis que sur les plants développés normalement on n'en comptait que 5 à 6 avec des dimensions plus réduites : 2 à 3 centimètres seulement.

Les entre-nœuds, au nombre 5 dans l'air sec, sont au nombre de 3 dans l'air normal; les échantillons de l'air humide en présentent 4 en général, beaucoup cependant n'en ont que 3 et quelques-uns 2 seulement.

Les dimensions moyennes des entre-nœuds sont indiquées dans le tableau suivant, et présentent des différences très marquées suivant le milieu dans lequel les plantes se sont développées.

MILIEUX.	LONGUEUR DES ENTRE-NŒUDS.					NOMBRE des entre-nœuds.	LONGUEUR totale.
	1er	2e	3e	4e	5e		
Air sec.....	4,2	5,0	10	8	3,1	5	30,3
Air normal.....	6,4	17,0	10	—	—	3	33,4
Air humide.....	3,4	9,2	14	12	—	4	38,6

On le voit, les parties aériennes développées dans les différents milieux ont été :

	Centimètres.
Air normal.....	33,4
Air sec.....	30,3
Air humide.....	38,6

La longueur des pétioles présente des différences très marquées, suivant le milieu considéré.

Nous donnerons ici, pour ne pas entrer dans des détails inutiles, la longueur des pétioles d'une feuille seulement, la seconde par exemple, les différences sont suffisamment probantes.

Le pétiole de la feuille développée dans l'air normal mesure 9 centimètres.

Celui développé à l'air sec 7 centimètres.

Et celui de l'air humide $13^{cm},5$.

Les mêmes différences de teintes des feuilles se retrouvent ici, comme dans les plantes précédentes.

Les feuilles de l'air sec sont plus foncées que les feuilles normales et celles de l'air humide présentent une teinte vert pâle, presque jaune.

Les racines secondaires ont acquis un développement plus important dans les plantes dont l'appareil aérien s'est développé dans l'air desséché ; elles se trouvent au contraire passablement réduites dans les plantes qui proviennent de l'air saturé d'humidité, mais en revanche, tandis que ces dernières ont accru de beaucoup le nombre de leurs nodosités radiculaires tout en restreignant leurs dimen-

sions, les premières en présentent un nombre moindre que dans la normale.

Ajoutons encore que les plantes du milieu sec ont un port robuste et vigoureux, alors que celles du milieu humide sont molles et ne présentent pas la moindre résistance au toucher, enfin que les stipules très réduits, presque avortés dans l'air sec, ont acquis dans l'air humide une large surface équivalant à peu près au double de celle des échantillons normaux.

Pour la morphologie interne, les différences sont toujours dans le même sens : écorce réduite dans l'air sec en même temps qu'elle devient plus collenchymateuse ; plus développée au contraire dans l'air humide, où le collenchyme n'existe pour ainsi dire plus.

Le sclérenchyme suit la même loi, et le bois également.

On trouve rafigurée dans la planche I, l'écorce du *Phaseolus* dans les trois milieux.

Dolichos Lablab.

De nombreux pieds de Dolichos ont également été mis en expérience en deux séries différentes. La durée de l'expérience de la première série a été de trois mois, celle de la seconde a été de quatre mois et demi ; toutes deux nous ont donné des résultats identiques à ceux que nous venons de décrire, nous nous bornerons donc à signaler le fait pour mémoire et n'entrerons point dans des détails au sujet de l'anatomie de ces plantes.

Signalons seulement que dans la deuxième série d'expériences, c'est-à-dire celle qui a eu une durée relativement très courte, les différences de hauteur étaient déjà fort sensibles.

Tandis que les pousses développées normalement avaient une moyenne de 11 centimètres, celles de l'air sec n'en présentaient que 8 et celles de l'air humide en revanche avaient atteint 13 centimètres et demi.

Cytisus Laburnum.

Les expériences étant disposées comme il a été dit, on put constater qu'au bout de peu de temps, trois ou quatre jours, les plantes placées dans le milieu humide prenaient une avance sensible sur les autres, placées dans l'air sec et dans l'air normal; l'axe hypocotylé s'est allongé rapidement en même temps que les cotylédons prenaient une teinte vert jaunâtre. Les premières feuilles apparurent ici un peu avant celles des plantes plongées dans les deux autres milieux.

Le développement de l'axe hypocotylé fut plus lent dans l'air normal et cette lenteur s'accentua dans l'air sec.

La tige grandit très rapidement dans l'air humide, mais avec un aspect plus grêle. De même que pour l'axe hypocotylé, un ralentissement manifeste fut observé lors du développement de la tige dans l'air sec, et dans ce dernier milieu les cotylédons tombèrent plus rapidement que dans les deux autres; en outre le diamètre de la tige des échantillons provenant de l'air sec dépassait celui de la plante normale de près d'un tiers.

Les feuilles étaient peu nombreuses dans ce milieu, mais elles présentaient une surface plus large, compensation exigée par l'importance plus grande de la transpiration.

Ces plantes, dont le développement commença le 25 mai, furent recueillies le 1er juillet et présentèrent les différences suivantes :

Longueur des différentes parties de la plante.	Air sec.	Air normal.	Air humide.
Axe hypocotylé.....	2,5	3,0	3,5
Tige.....	1,2	3,0	7,5
Hauteur totale de la plante.....	6,5	9,5	14,0
Nombre des feuilles.....	4,0	4,0	7,0

J'ai constaté de plus que, dans l'air humide, la racine principale, bien développée, ne porte sur son parcours que

l'amorce de quelques radicelles ; dans l'air normal, celles-ci ont un développement beaucoup plus marqué, et dans l'air sec, elles sont si abondantes qu'elles forment un véritable chevelu.

Faba vulgaris.

L'expérience pour ces plantes a eu une durée de six semaines.

Leur examen au moment où elles ont été recueillies nous a montré différents points dissemblables suivant les milieux.

Tout d'abord elles sont en fleurs dans l'air sec, en boutons dans l'air ordinaire et dans l'air saturé d'humidité ; mais, dans ce dernier, les boutons montrent un retard sensible sur ceux de l'air normal.

De même, dans ces deux milieux, toutes les feuilles sont en place, alors que dans le premier les plus âgées se sont flétries, desséchées et sont tombées.

Dans l'air ordinaire les plantes en expérience ont atteint 45 centimètres, répartis sur 6 entre-nœuds ; les pousses développées dans l'air desséché ont atteint 30 centimètres seulement, mais on y compte néanmoins 8 entre-nœuds ; quant à celles qui proviennent de l'air humide, on y trouve, comme dans les normales, six entre-nœuds, mais très allongés et s'échelonnant sur 52 centimètres de longueur.

Les dimensions des feuilles sont, comme toujours, exagérées dans l'air humide, tandis qu'elles sont réduites dans l'air sec (fig. 5) ; je signalerai des modifications dans le même sens pour ce qui est des stipules et des nectaires, et en outre la différence de coloration de ces derniers, qui de violet foncé qu'ils sont normalement sont devenus complètement noirs dans l'air desséché et au contraire sont d'une intensité moindre dans l'air humide où ils tirent sur le violet rouge.

Je mentionnerai également dans les échantillons de l'air sec l'absence totale des nodosités sur les radicelles très

nombreuses ; la diminution de ces dernières dans l'air humide qui en revanche offrent des nodosités plus petites

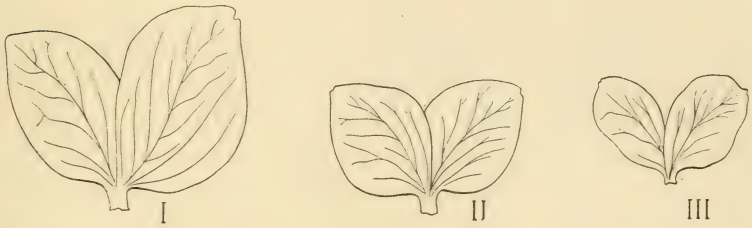


Fig. 5. — I, feuille développée à l'air humide ; II, feuille développée à l'air normal ; III, feuille développée à l'air sec.

mais en bien plus grand nombre que dans les échantillons ordinaires.

MORPHOLOGIE INTERNE

Pour les trois milieux, les coupes faites en des régions comparables ont mis en évidence les caractères suivants :

Dans l'air sec, l'épiderme présente des cellules isodiamétriques à paroi externe très cutinisée, alors que dans l'air normal ces cellules sont légèrement plus grandes et la cutinisation y est à peine indiquée ; dans l'air humide, les dimensions sont accentuées, mais on constate une réduction appréciable dans l'épaisseur de la cuticule.

Le nombre des stomates est plus grand dans l'air sec, moins dans l'air humide. L'assise sous-épidermique possède dans le premier de ces milieux des cellules dont les parois sont assez épaissies ; celles des assises suivantes sont à parois minces sans aucune particularité intéressante. La dernière assise est en contact avec des paquets nettement différenciés de sclérenchyme, se touchant par leurs bords, le plus souvent, et formant un anneau presque complet, tandis que dans les échantillons normaux ces paquets, à peine indiqués, ne se colorent pas encore par le vert d'iode et sont séparés les uns des autres par de larges

espaces remplis de cellules parenchymateuses. Ces distinctions s'exagèrent dans l'air saturé d'humidité.

Le liber, dans l'air sec, est limité à la partie interne par une assise génératrice libéro-ligneuse très visible, même entre les vaisseaux primaires, et la différenciation en ces points est si nettement accusée que les parois d'un certain nombre de vaisseaux se colorent déjà fortement par les réactifs de la lignine, formant ainsi avec les vaisseaux primaires un anneau presque complet. Dans les échantillons normaux, l'assise génératrice est à peine visible ; seuls les faisceaux primaires existent, composés d'un nombre moindre de vaisseaux, à parois moins épaisses et à lumière plus large, séparés les uns des autres par du tissu encore parenchymateux. Dans l'air humide il en est de même que dans le dernier milieu décrit, on y constate aussi la réduction du nombre des vaisseaux et une lignification encore moins accentuée.

Pour ce qui est de la feuille, l'épiderme présente des cellules sensiblement égales dans l'air sec et dans l'air normal, plus grandes et plus sinueuses dans l'air humide ; mais par unité de surface, les stomates sont plus nombreux dans l'air sec et bien moins dans l'air humide que dans l'air normal.

Les différents tissus du mésophylle ont une différenciation plus accentuée dans le milieu sec, et la feuille, si elle diminue de surface, gagne en épaisseur; le tissu palissadique y est plus développé que normalement et dans le tissu lacuneux d'importance moindre, on trouve les dimensions de ses lacunes fort réduites. L'inverse exactement se passe dans l'air humide par rapport à l'air normal.

Colutea arborescens.

Des pousses prises à leur point de départ, c'est-à-dire à l'état de bourgeon sur des branches de même âge, appartenant au même pied, ont atteint dans le cours des treize semaines qu'a duré l'expérience :

	Centimètres.
Air sec	42
Air normal	51
Air humide	63

Ces branches présentaient les unes par rapport aux autres les mêmes caractères différentiels qui ont été détaillés pour les plantes précédentes; notons en outre chez les pousses développées dans l'air saturé d'humidité, la présence de nombreux rameaux secondaires issus du développement des bourgeons axillaires, qui normalement sont moins avancés et qui montrent dans l'air sec un retard évident, tandis qu'en revanche dans ce dernier milieu, le diamètre des tiges est notablement plus important; on y constate aussi la chute de presque toutes les feuilles de la base des branches.

MORPHOLOGIE INTERNE

La tige présente dans les échantillons poussés à l'air sec un épiderme dont les cellules sont plus petites que dans les branches normales et dont la paroi externe a une cuticule plus épaisse.

L'assise sous-épidermique commence à donner naissance au phellogène alors que dans les tiges provenant de l'air normal, nulle trace de cloisonnements n'existe encore dans les cellules de cette même assise.

Viennent ensuite quatre assises de cellules à parois minces, dont la dernière est en contact avec des arcs de sclérenchyme à peine séparés les uns des autres par une assise de cellules parenchymateuses; ces îlots nous montrent cinq assises de cellules nettement différenciées, à parois épaisses et très colorées par le vert d'iode. Dans les pousses normales, ces paquets de sclérenchyme sont indiqués également, mais la lignification des parois extérieures n'a pas encore commencé.

La différence entre les deux milieux se fait surtout sentir dans l'anneau ligneux :

Dans les branches poussées à l'air sec, on trouve un anneau de bois complet et les vaisseaux, plus nombreux, ont en même temps leurs parois très épaisses. Dans les tiges normales, le méristème ne fait que commencer à différencier les vaisseaux à parois encore minces et groupés par cinq ou six petits paquets que sépare un tissu purement parenchymateux.

Dans le milieu sec, la moelle a un diamètre très faible et ses cinq ou six assises les plus externes sont complètement lignifiées, augmentant ainsi l'appareil de soutien du végétal.

Dans l'air normal, la moelle a un plus grand diamètre mais on ne constate pas la moindre trace de lignification dans ses éléments.

Le tableau suivant permet de comparer les dimensions et l'importance des différents tissus dans les milieux sec et normal.

Tissus considérés.	Air sec.	Air normal.	
Écorce	0,5	0,7	
Sclérenchyme	0,7	0,4	Formé mais non sclérifié.
Liber	0,5	0,3	
Bois	1,2	0,6	
Moelle	3,6	7,6	

Quant à l'air humide, il a agi par rapport à l'air normal, en sens directement opposé à l'air sec.

Il a augmenté les dimensions de l'écorce et de la moelle, réduit l'élément de soutien et retardé la différenciation des divers tissus. Nous n'y trouvons pas trace de liège ni de sclérenchyme.

Pour la feuille, les résultats obtenus sont identiquement les mêmes que pour la fève précédemment décrite, nous n'y reviendrons donc pas.

Nous voyons en résumé, et sans insister davantage, que les transformations observées sur le Lupin se retrouvent en leur entier dans les autres plantes étudiées de la famille des Légumineuses.

SALICINÉES

Salix triandra.

Durée de l'expérience. — Du 1er août au 25 septembre.

MORPHOLOGIE EXTERNE

a. *Air normal.* — La longueur de la tige développée depuis la mise en expérience est de 14cm,5 ; elle présente 15 entre-nœuds ; toutes ses feuilles, d'un vert foncé, adhèrent à la tige depuis le premier entre-nœud à partir de la base.

b. *Air humide.* — La pousse dans ce milieu atteint des dimensions beaucoup plus grandes : elle a développé 17 centimètres répartis sur 9 entre-nœuds, naturellement moins rapprochés les uns des autres que dans l'air ordinaire. Les feuilles, molles au toucher, sont affaissées sur l'axe de la tige et présentent une couleur vert grisâtre ; leurs dimensions dépassent de beaucoup celles des mêmes organes développés dans l'air ordinaire, cet accroissement de dimensions se manifeste tout à la fois sur le limbe et le pétiole ainsi qu'on pourra s'en rendre compte par l'examen du tableau A.

c. *Air sec.* — La tige atteint ici 15 centimètres et a développé 17 entre-nœuds excessivement rapprochés les uns des autres. Cette grande production d'entre-nœuds et, par conséquent, de feuilles doit être attribuée, je crois, d'abord à ce fait que la plante transpirant énormément, a cherché à augmenter sa surface d'évaporation et correspond aussi à ce fait intéressant que les feuilles tombent de bonne heure ; ce milieu déterminant, nous le savons déjà, une chute des feuilles beaucoup plus précoce que dans le milieu normal. Signalons encore que les feuilles, moins longuement pétiolées que celles de l'air normal, nous offrent une sensation plus ferme et montrent une épaisseur plus grande.

Milieux.	Nombre de feuilles.	Longueur des feuilles.	Largeur des feuilles.	Nombre d'entre-nœuds.
Sec.....	17 dont six tombées = 11	5,8	1,4	18
Normal.....	9	6,2	1,7	10
Humide.....	8	7,0	2,2	9

MORPHOLOGIE INTERNE

Tige. — Les coupes faites à la même hauteur d'entre-nœuds comparables nous ont donné les caractères suivants.

a. *Milieu normal.* — Nous trouvons en allant de la périphérie vers le centre : un épiderme à cuticule assez épaisse, suivi par un certain nombre d'assises, constituant une écorce sans trace de collenchyme et dont les parois cellulaires ont toutes sensiblement la même épaisseur. Elles donnent un tissu assez serré dans lequel on aperçoit au voisinage du sclérenchyme quelques lacunes très aplaties dans le sens tangentiel.

Le sclérenchyme forme des paquets de cellules à parois épaissies et de forme polyédrique, plus petites que les cellules parenchymateuses qui les entourent et qui les séparent les unes des autres, mais dans les parois desquelles ne se manifeste encore aucune trace de lignification.

Le liber est écrasé, le bois présente des parois cellulaires peu épaissies dans lesquelles la lignification est peu accentuée, ses faisceaux ne prennent en effet, en présence du vert d'iode, qu'une coloration vert très clair tirant sur le jaune.

La moelle, formée de grands éléments à parois minces, ne présente rien de particulier, si ce n'est un début de lignification des cellules périphériques situées en face des faisceaux ligneux primaires.

b. *Milieu sec.* — L'épiderme se présente cette fois avec des cellules munies à leur extérieur d'une cuticule très épaisse ; en outre, la lumière de ces cellules est moindre que celle des échantillons normaux.

L'écorce qui lui fait suite débute par trois assises de col-

lenchyme et se continue par plusieurs assises d'un tissu très serré, très compact, dont tous les éléments cellulaires sont à parois fort épaisses. Il n'y a plus trace ici de ces lacunes que nous avons trouvées dans la zone interne des échantillons développés normalement.

Les arcs de sclérenchyme, dans un état de différenciation très avancée offrent des cellules dans les parois desquelles la lignification est très développée et qui ne présentent par conséquent qu'une lumière très réduite.

Le liber est complètement écrasé contre ces arcs scléreux, néanmoins il a un développement plus grand que précédemment.

Le bois très différencié se colore très vivement par le vert d'iode et ses vaisseaux ont des dimensions plus grandes que celles qui correspondent au milieu normal.

Les rayons médullaires ainsi que les cellules corticales sont bourrés d'amidon, alors que dans le milieu précédent on n'en apercevait que quelques grains très inégalement répartis.

La moelle est lignifiée dans toute la région périphérique, surtout en face des faisceaux ligneux primaires.

c. *Milieu humide*. — L'épiderme n'est pas cutinisé, on ne distingue pas de collenchyme dans l'écorce, et elle se traduit ici par une série d'assises de cellules dont les parois sont très minces, très lâchement unies entre elles et laissent de grandes lacunes de place en place.

Presque toutes ces cellules corticales sont encore en voie de division et coupées par des cloisonnements radiaux; ce fait nous prouve que l'écorce est ici à un état de développement beaucoup moins accentué que celle du milieu normal.

Le sclérenchyme commence à se différencier, mais il ne se manifeste encore que par un léger épaississement des parois sans trace de lignification, seules les dimensions des cellules qui composent les arcs permettent de les distinguer des cellules avoisinantes.

Le liber ne présente pas de particularités à signaler.

L'anneau de bois se signale par le peu d'épaisseur des parois de ses vaisseaux et par le fait qu'elles sont à peine imprégnées de lignine, donnant en présence du vert d'iode une coloration excessivement pâle.

La moelle est formée de grandes cellules à parois très minces et ne présente pas trace de lignification dans sa zone périphérique.

Le tableau suivant nous montre les dimensions respectives des différents tissus de la tige dans les trois milieux.

Tissus.	Air sec.	Air noraml.	Air humide.
Écorce	0,7	0,6	9,0
Sclérenchyme	0,5	0,3	0,2
Liber	0,6	0,3	0,3
Bois	3,0	2,4	2,2
Moelle	6,3	7,0	8,1

Feuille. — 1° *Nervure médiane.* — L'épiderme inférieur qui, dans l'air normal, est légèrement cutinisé ne l'est presque plus dans l'air humide et présente, au contraire, une cuticule très marquée dans l'air sec ; ces cellules épidermiques offrent en outre dans ce dernier milieu des dimensions plus réduites que dans le milieu normal.

Le tissu parenchymateux qui vient après nous montre un développement moindre dans l'air sec, et plus grand dans l'air humide que dans l'air normal. Les méats que l'on y distingue dans les échantillons provenant de l'air ordinaire disparaissent chez ceux qui se sont développés dans l'air sec où ce tissu, d'ailleurs, est fort compact ; en revanche, ils s'élargissent énormément dans ceux qui ont poussé en présence d'un air saturé d'humidité, ils s'y transforment même parfois en de véritables lacunes d'origine izogène, à côté desquelles il y en a de grandes formées par résorption des parois cellulaires.

Le sclérenchyme constitue un anneau complet dans les échantillons du milieu sec, mais il n'existe pas dans les deux autres milieux.

Le liber qui, dans l'air humide, nous montre des cellules de forme normale, subit dans l'air ordinaire quelque écrasement de ses cellules qui deviennent complètement aplaties dans l'air sec.

L'appareil ligneux est remarquable par un développement beaucoup plus considérable dans le milieu sec que dans le milieu normal, il subit au contraire une réduction marquée dans le milieu humide; de plus, dans le premier de ces milieux, il enserre un îlot de tissu parenchymateux dont les cellules pressées de tous côtés par le grand développement du bois sont complètement écrasées; signalons de plus qu'elles commencent à lignifier leurs parois.

Rien de particulier à indiquer relativement à l'épiderme supérieur.

2° *Limbe.* — a. *Air normal.* — Les épidermes ne présentent pas de cuticule, le tissu en palissade est composé de deux rangées de cellules, une grande et l'autre plus petite; viennent ensuite trois rangées de tissu parenchymateux dont les lacunes ne sont ni grandes ni fréquentes.

b. *Air sec.* — Ici l'épiderme inférieur a une cuticule assez marquée. Deux assises de tissu en palissade à grands éléments lui font suite, mais ce qu'il y a de très important à signaler, c'est que le tissu lacuneux est remplacé par des assises de cellules très serrées les unes contre les autres, très allongées et rappelant à s'y méprendre le tissu en palissade; pas trace de lacunes dans ce tissu, qui en outre est très riche en cristaux d'oxalate de chaux.

c. *Air humide.* — Les épidermes n'ont pas de cuticule, on trouve une assise de tissu en palissade à grandes cellules suivie d'une autre sous-jacente à éléments très petits. Quant au tissu lacuneux, d'une épaisseur légèrement moindre que celui du milieu normal, il présente un très grand développement des lacunes, bien plus nombreuses que dans ce même milieu.

Ajoutons encore que l'épiderme inférieur des feuilles présente, dans le milieu sec, une bien plus grande quantité

de stomates très petits et des cellules de dimensions moindres que dans l'air normal. On compte environ soixante-douze stomates dans le champ du microscope pour le premier milieu, alors que sur la même surface on n'en compte qu'une quarantaine pour le second.

Dans le gaz humide, ce nombre va encore en décroissant, on n'en compte que vingt, mais de dimensions presque doubles et répartis au milieu de cellules plus grandes et à parois très sinueuses.

Populus nigra.

Durée de l'expérience. — Du 20 juillet au 26 août.

MORPHOLOGIE EXTERNE

Au moment de la fin de l'expérience, c'est-à-dire quand les échantillons sont recueillis, les pousses ont développé dans les trois milieux cinq entre-nœuds répartis sur : 5 centimètres dans l'air normal, 4 seulement dans le gaz desséché et $6^{cm},5$ dans l'atmosphère saturée d'humidité.

Comme on le voit par ces nombres, la longueur des entre-nœuds est fort différente suivant les milieux et les différences varient toujours dans le même sens, le milieu normal constituant un intermédiaire entre les deux autres.

Les tiges montrent des allures différentes ; très rigides dans l'air sec et dans l'air normal, elles s'affaissent en quelque sorte sur elles-mêmes dans l'air humide et ne présentent aucune résistance au toucher; les mêmes caractères se remarquent chez les feuilles dont les dimensions varient en même temps que la longueur des pétioles, comme il est facile de s'en assurer à l'inspection de la figure 6.

Il convient de signaler que les sillons creusés dans la tige entre les saillies correspondant aux faisceaux foliaires, semblent plus accentués et plus profonds dans les échantillons

provenant de l'air humide; nous retrouverons ce caractère dans la morphologie interne. Dans l'air sec, au contraire, ils ont notablement diminué de profondeur, ce qui tient à l'accroissement beaucoup plus accentué de l'appareil li-

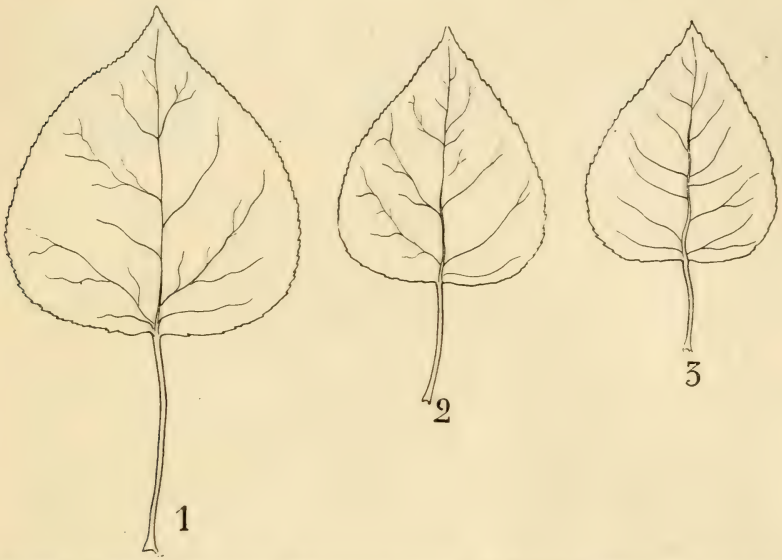


Fig. 6. — 1, feuille développée dans l'air humide ; 2, feuille développée dans l'air normal; 3, feuille développée dans l'air sec.

gneux et accuse par conséquent un état de développement plus avancé.

Remarquons encore que la couleur verte des feuilles avait acquis, dans l'air sec, une intensité plus grande que dans l'air normal, alors qu'au contraire, dans l'air humide, cette couleur verte avait presque complètement disparu, et que presque toutes les feuilles, même la dernière formée, présentaient la couleur jaune verdâtre si caractéristique des éléments étiolés.

MORPHOLOGIE INTERNE

a. *Air normal.* — Les coupes ont été faites dans les tiges au milieu du troisième entre-nœud.

L'épiderme est recouvert d'une cuticule assez épaisse; une écorce absolument parenchymateuse lui fait suite, dont les cellules accusent des dimensions de plus en plus grandes à mesure que l'on s'éloigne de la périphérie pour aller vers le centre. La dernière de ses assises vient buter contre des arcs de sclérenchyme, se touchant les uns les autres et formant un anneau complet, mais ils ne sont distincts que par la forme de leurs cellules, leurs parois légèrement épaissies étant encore cellulosiques et ne contenant point trace de lignine.

Le bois nous montre quelques vaisseaux seulement différenciés dans le méristème et présentant des parois se colorant en présence du vert d'iode ; ils sont séparés les uns des autres par du tissu parenchymateux.

La moelle dans laquelle on peut reconnaître deux sortes de cellules, des grandes et des petites, a un diamètre correspondant à quinze divisions micrométriques.

b. *Air sec.* — La coupe présente ici la même forme que dans le milieu précédent, c'est-à-dire celle d'une étoile à cinq branches, mais il convient de remarquer que les découpures sont moins accentuées qu'elles ne le sont en milieu normal, comme le montre la figure 7.

L'épiderme a des cellules plus petites portant, sur leur paroi externe, une cuticule très épaisse. Les quatre assises qui lui font suite sont nettement collenchymateuses avec un épaississement cellulosique de leurs parois, très accentué et l'écorce se continue par un certain nombre d'assises de cellules à parois minces, très serrées les unes contre les autres. La dernière est en contact avec des arcs de fibres péricycliques formant un anneau épais et compact qui vient singulièrement renforcer la ténacité de la tige et dans lequel la sclérification est si accentuée que la lumière des cellules est très réduite ; la coloration en présence du vert d'iode est très intense.

Le liber et l'assise génératrice libéro-ligneuse n'offrent pas de particularités à signaler. Mais le bois nous montre

un développement beaucoup plus grand que dans le milieu précédent (fig. 5), il forme dans la tige un anneau

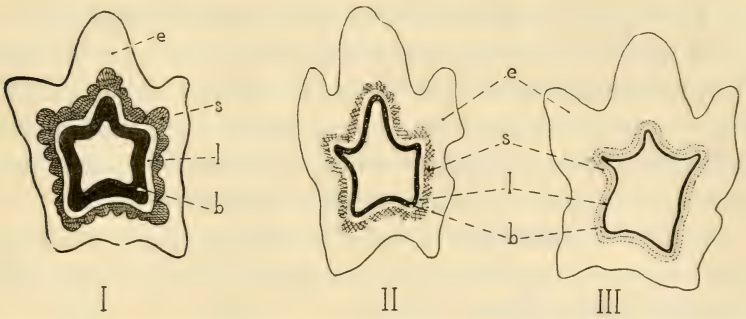


Fig. 7. — Schéma permettant de comparer le développement relatif des tissus dans les trois milieux. — I, air sec; II, air normal; III, air humide; *e*, écorce; *s*, sclérenchyme; *l*, liber; *b*, bois; *m*, moelle.

complet, plus épais dans les endroits correspondant aux saillies signalées plus haut dans la coupe.

En outre, les vaisseaux du bois ont un diamètre plus large que ceux de l'air normal. Ce fait est d'accord avec les expériences de M. Gaston Bonnier relatives à ses recherches au sujet de l'influence du climat méditerranéen sur la structure des végétaux : le fait également signalé par M. Russel et qui se trouve reproduit, au cours de mes recherches, montre bien que, par tous les moyens possibles, la plante s'arme pour la transpiration.

La moelle à cellules de dimensions sensiblement égales, atteint, dans son plus grand diamètre, dix divisions micrométriques, et nous montre une zone périmédullaire complètement lignifiée sur quatre de ses assises.

c. *Milieu humide*. — Il faut noter tout d'abord que les découpures de la tige sont beaucoup plus accentuées que dans le milieu normal. Les cellules de l'épiderme s'allongent légèrement dans le sens tangentiel, et par rapport à l'air normal on peut signaler une notable réduction dans l'épaisseur de la cuticule.

Toutes les cellules de l'écorce sont à parois très minces

et nous n'avons pas du tout ici d'assises collenchymateuses. Les arcs scléreux péricycliques bien moins développés en épaisseur que ceux des échantillons normaux sont séparés par d'assez larges intervalles de tissu parenchymateux.

Les parois cellulaires des éléments de ces arcs scléreux n'ont pas encore subi la moindre modification au point de vue de leur constitution chimique. Quant à l'anneau ligneux, également moins développé qu'à l'air normal, il est constitué par quelques vaisseaux à parois très minces.

La moelle, uniquement composée de grandes cellules à parois minces, a un diamètre correspondant à dix-sept divisions micrométriques.

Le tableau suivant met en évidence les différences d'épaisseur des tissus développés dans l'air sec et dans l'air normal.

Milieux.	Écorce.	Sclérench.	Liber.	Bois.	Moelle.
Air normal.....	1,3	non différencié	0,5	0,4	10
Air sec.....	0,7	0,5	0,7	1,3	7

Feuille. — La feuille nous présente également des différences assez sensibles suivant les milieux auxquels on s'adresse. Tandis qu'elle accroît l'épaisseur de son limbe dans l'air sec, elle le réduit notablement dans l'air humide, l'épaisseur qu'elle a dans l'air normal étant prise, ainsi que nous l'avons fait précédemment, comme terme de comparaison ; cette augmentation ou cette réduction porte principalement sur le tissu en palissade.

Des différences importantes existent également dans le ssu lacuneux qui, dans l'air sec, change de caractère, diminue la dimension et le nombre de ses lacunes et tend à allonger radialement ses cellules, alors qu'au contraire 'air humide accroît les dimensions des lacunes et leur nombre.

Enfin, sous l'influence de la sécheresse de l'air, l'épiderme inférieur des feuilles réduit les dimensions de ses cellules, atténue les sinuosités de leurs parois et multiplie le nombre de ses stomates, tandis que dans l'air saturé

d'humidité il agit en sens contraire : ses cellules sont en effet plus grandes. Elles ont des parois beaucoup plus sinueuses que dans l'air normal et le nombre des stomates est beaucoup moindre que dans ce dernier milieu.

En résumé, nous voyons donc que chez le *Salix triandra*, comme chez le *Populus nigra*, l'air sec par rapport à l'air normal a eu pour résultat :

De restreindre le développement de la pousse en même temps qu'elle augmentait sa résistance ;

De diminuer la surface foliaire et la longueur des pétioles ;

De réduire la longueur des entre-nœuds et d'accroître leur nombre ;

Dans la tige, de rapetisser les cellules de l'épiderme ;

D'amoindrir l'épaisseur de l'écorce et le diamètre de la moelle, tout en rendant ces tissus plus compacts ;

De hâter la différenciation du sclérenchyme, le fonctionnement de l'assise génératrice libéro-ligneuse ;

De produire un plus grand développement du bois ;

Dans les feuilles, de diminuer les dimensions des cellules épidermiques et d'augmenter l'épaisseur de la cuticule ;

D'accroître le tissu en palissade au détriment du tissu lacuneux ;

De diminuer le nombre des lacunes de ce dernier tissu et de le rendre plus homogène ;

D'augmenter le nombre des stomates.

L'air humide, au contraire, a entraîné :

L'augmentation de la croissance de la pousse en hauteur en même temps qu'une diminution de la résistance ;

L'allongement des entre-nœuds et des pétioles ;

La réduction du nombre des entre-nœuds ;

Le développement plus grand de la surface foliaire ;

La diminution d'épaisseur du limbe et la réduction de l'intensité de sa coloration ;

Dans la tige, l'augmentation du diamètre des cellules

épidermiques et la réduction d'épaisseur de la cuticule ;

Un plus grand développement de l'écorce et de la moelle, avec production dans ces tissus de nombreuses lacunes ;

Un retard dans la formation des éléments de soutien et dans la différenciation des éléments ligneux.

Dans les feuilles, l'accroissement des dimensions des cellules épidermiques et des sinuosités de leurs parois ;

La réduction du nombre des stomates ;

L'amincissement de la cuticule quand elle existe ;

Un développement moindre du tissu en palissade dans lequel ont apparu de grandes lacunes et enfin, l'exagération des caractères distinctifs du tissu lacuneux.

ROSACÉES

Cotoneaster buxifolia.

MORPHOLOGIE INTERNE

Tige. — Les coupes faites dans la tige développée normalement nous montrent un épiderme muni d'une cuticule nette. Deux assises de collenchyme lui font suite, puis vient la zone corticale interne, composée de six assises de cellules unies entre elles de façon assez lâche, c'est-à-dire séparées par de grands méats ; parfois même, de loin en loin on y rencontre de véritables lacunes d'origine izogène.

La dernière assise est en contact avec les arcs scléreux du péricycle ; les cellules de ce dernier, bien lignifiées dans le pourtour des masses de sclérenchyme, ne sont encore dans le centre qu'au début de leur différenciation, et la lumière des cellules, même les plus externes, est grande.

Dans l'anneau de liber, on distingue encore facilement les paquets de liber primaire sous les arcs scléreux que séparent les grandes cellules parenchymateuses des rayons médullaires.

L'assise génératrice en plein fonctionnement laisse, entre

elle et l'anneau de bois secondaire, un certain nombre d'assises de cellules ligneuses dans les parois desquelles la lignification n'est qu'à son début, ainsi qu'en témoigne la faible coloration qu'elle prend en présence du vert d'iode.

Les faisceaux du bois primaire sont noyés dans une masse de cellules parenchymateuses de petites dimensions, en contact avec la zone périmédullaire à cellules polygonales lignifiées. La moelle nous présente de grandes cellules également lignifiées, circonscrivant quelques petits méats.

Dimensions relatives des différents tissus :

Milieu.	Écorce.	Sclérenchyme.	Liber.	Bois.	Moelle.
Normal.....	1,0	0,5	0,5	1,7	6,6

a. *Air sec.* — Dans les échantillons développés à l'air sec, les mêmes éléments se retrouvent, mais avec des modifications dans le sens de l'accentuation des caractères.

L'épiderme est en effet muni d'une cuticule plus épaisse et fortement cutinisée, et, en outre, nous y voyons de nombreux cloisonnements tangentiels établissant un périderme épidermique très net. L'écorce nous offre une épaisseur moindre. Le collenchyme est plus accentué et comprend trois assises de cellules.

L'écorce présente une homogénéité beaucoup plus grande, les cellules y sont plus petites, ne laissent entre elles que très peu de méats, et beaucoup d'entre elles, en voie de division, présentent des cloisonnements radiaux.

Les arcs du sclérenchyme, plus développés que précédemment, ont leurs fibres bien plus différenciées : les parois cellulaires sont très épaisses et ne laissent plus entre elles qu'une assez faible lumière.

L'anneau libéro-ligneux, continu, offre quelques particularités intéressantes : le liber et l'assise génératrice ont des dimensions plus réduites que sur les échantillons normaux ; le bois est plus développé, les formations secondaires y sont très avancées. Les vaisseaux, beaucoup plus nombreux,

ont un diamètre plus faible et présentent une lignification plus accentuée.

Les vaisseaux du bois primaire sont isolés dans du parenchyme à parois minces, tandis que tout le bois secondaire forme un anneau complet de vaisseaux et de fibres régulièrement alignés ; les rayons médullaires ont leurs cellules lignifiées.

La moelle, a un moindre diamètre que dans les échantillons normaux, les zones périmédullaires et médullaires sont entièrement lignifiées. Les cellules polygonales de la moelle sont intimement unies entre elles, sans aucun méat.

Les dimensions relatives des différents tissus sont indiquées dans le tableau suivant :

Milieu.	Écorce.	Sclérenchyme.	Liber.	Bois.	Moelle.
Air sec.....	0,8	0,9	0,6	2,5	5,0

Les schémas de la figure 8 permettent de comparer le développement des différents tissus dans les trois milieux.

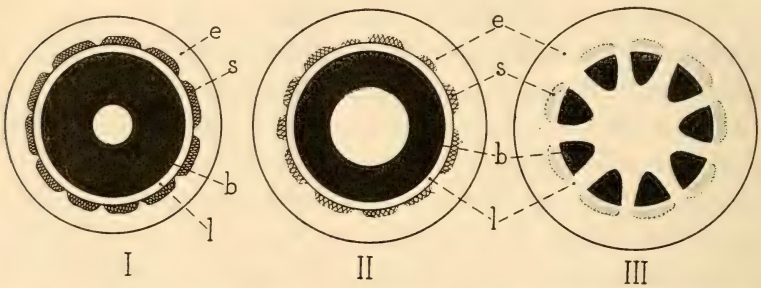


Fig. 8. — I, section de la tige développée à l'air sec ; II, section de la tige développée à l'air normal ; III, section de la tige développée à l'air humide ; *e*, écorce ; *s*, sclérenchyme ; *l*, liber ; *b*, bois ; *m*, moelle.

b. *Air humide.* — Enfin, les tiges qui se sont développées à l'air saturé d'humidité présentent, dans tous leurs tissus, une différenciation bien moindre que les échantillons du milieu normal.

On y trouve un épiderme à cuticule très faible, à peine apparente surmontant deux assises de collenchyme ; la zone corticale interne, formée de grandes cellules à parois

minces, allongées dans le sens tangentiel, a un diamètre plus grand que celle des tiges normales. Ses cellules laissent entre elles de grands méats, et même de grandes lacunes ; on y trouve fréquemment aussi des décollements répartis sur une grande longueur de certaines assises superposées.

Le péricycle montre quelques paquets de fibres dans lesquelles la sclérification est pour ainsi dire nulle, les parois, légèrement épaissies, se teintant à peine sous l'action du vert d'iode.

En ce qui concerne la zone libéro-ligneuse, on remarque comme pour le sclérenchyme, une lignification à peine sensible aux réactifs ; les vaisseaux primaires, repoussés contre la moelle, sont très nets et à large ouverture.

La moelle a un diamètre plus grand que dans le milieu normal, ses cellules plus grandes aussi n'offrent nulle part trace de lignification.

Les dimensions relatives des tissus sont :

Milieu.	Écorce.	Sclérenchyme.	Liber.	Bois.	Moelle.
Air humide....	1,8	0,3	0,4	0,9	7,8

La feuille normale possède deux assises palissadiques : une grande et une petite, dans la région qui avoisine la nervure médiane ; on n'en trouve qu'une seule dans le reste du limbe. Le tissu lacuneux est d'ailleurs bien développé.

Dans la feuille provenant du milieu sec, le tissu palissadique est plus développé : on en voit partout deux assises ; ses cellules sont plus serrées et de dimensions radiales plus grandes. Ceci, au détriment du tissu lacuneux, très réduit.

L'air humide a donc eu pour influence de diminuer l'importance du tissu en palissade et de le rendre beaucoup plus lâche ; en revanche, le tissu lacuneux prend un développement plus grand, accentue ses caractères en se creusant de lacunes plus grandes que les lacunes normales.

(1) Eberhardt, *loc. cit.*

Spiræa Lindleyana.

Durée de l'expérience. — Du 10 mai au 10 août.

MORPHOLOGIE EXTERNE

Au moment de la récolte, les échantillons présentaient de grandes différences externes :

1° Tout d'abord, pendant la durée de l'expérience, l'allongement de la branche en observation a été :

	Centimètres.
Dans l'air normal	32
— air sec	29
— air humide	40

2° Les dimensions des entre-nœuds ont été exagérées dans l'air humide réduites au contraire dans l'air sec.

3° Toutes les feuilles étaient solidement attachées à la tige dans les milieux normal et humide, mais un certain nombre d'entre elles (cinq) faisaient défaut dans les échantillons développés à l'air sec; celui-ci a donc manifestement provoqué la déhiscence de ces organes; notons, en passant, que ceux-ci présentent une épaisseur plus grande dans ce dernier milieu, en même temps qu'un aspect plus rigide que dans le milieu normal, alors que dans l'air humide, ils étaient affaissés le long de la tige et donnaient au toucher et à la vue, une impression de mollesse absolue.

Le tableau suivant permettra de comparer la longueur des pétioles dans les trois milieux :

	Air normal.	Air sec.	Air humide.
	—	—	—
	Pétiole.	Pétiole.	Pétiole.
1re feuille.....	3,5	»	4,7
2e —	3,5	»	4,6
3e —	3,5	»	4,6
4e —	3,5	»	4,4
5e —	3,0	»	4,1
6e —	2,7	2,2	3,9
7e —	2,5	2,0	3,9
8e —	2,4	1,9	3,7
9e —	2,0	1,6	3,2
10e —	1,8	1,4	2,7
11e —	1,6	1,2	2,4
12e —	1,5	0,8	2,3
13e —	1,3	0,6	2,1
14e —	1,1	0,4	2,0
15e —	1,0	0,2	2,0
16e —	0,6	0,2	1,2

Signalons encore la différence de coloration des feuilles : Elle est très intense dans les milieux sec et normal et très faible dans le milieu humide.

Les stipules elles-mêmes ont des dimensions notablement différentes, ainsi que le montre le tableau suivant, pour les cinq premières feuilles à partir de la base :

N° d'ordre des feuilles.	Air normal.	Air sec.	Air humide.
1re feuille.....	1,2	Tombées.	1,9
2e —	1.0	—	1,7
3e —	0,7	—	1,7
4e —	0,6	0,2	1,4
5e —	0,5	0,2	1,0

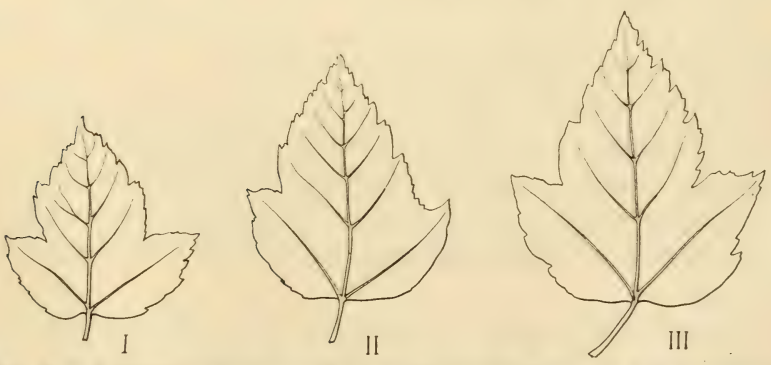


Fig. 9. — I, feuille développée à l'air sec ; II, feuille développée à l'air normal ; III, feuille développée à l'air humide.

MORPHOLOGIE INTERNE

a. *Air normal.* — L'épiderme a des cellules étroites, légèrement allongées dans le sens radial. Les cellules de l'écorce, à parois minces, sont aplaties tangentiellement.

Le sclérenchyme, bien différencié, se présente sous forme d'arcs distincts, se rapprochant les uns aux autres par leurs extrémités qui sont séparées souvent par deux ou trois assises de tissu parenchymateux.

Dans l'assise externe du péricycle, se sont développées quatre assises subéro-phellodermiques, dont deux sont subérifiées.

Le liber n'a pas ses cellules déformées. Quant à l'anneau ligneux, il nous montre un certain nombre de vaisseaux, répartis dans une masse de sclérenchyme assez volumineuse; les vaisseaux primaires sont noyés dans une plage de tissu parenchymateux à cellules petites.

La zone périmédullaire est à cellules lignifiées, et les cellules mêmes de la moelle présentent des parois où la lignification s'accuse assez nette.

b. *Air sec.* — L'air sec a accentué ici l'épaisseur des parois externes de l'épiderme, et la cuticule y est plus importante que dans l'air normal; la paroi externe des cellules épidermiques est en outre cutinisée.

L'écorce a des éléments à parois épaisses et qui vont en grandissant de la périphérie vers le centre.

Le sclérenchyme se dessine encore sous forme d'arcs, mais ils se rejoignent par leurs extrémités et forment ainsi un anneau sinueux et complet. Les cellules de ces arcs ont une lumière très petite, si on la compare à l'épaisseur de leurs parois, qui est beaucoup plus grande que celles de l'air normal.

Dans l'assise externe du péricycle, s'est développée une assise subéro-phellodermique dont le fonctionnement est déjà très avancé.

L'anneau ligneux, bien homogène, est constitué par des éléments très serrés, possédant des parois fort épaisses et entièrement lignifiées. On y trouve des vaisseaux en nombre bien plus grand que dans l'air normal.

Les vaisseaux primaires viennent s'écraser dans les cellules de la zone périmédullaire, très petites et fortement lignifiées, ainsi d'ailleurs que toutes les cellules de la moelle.

Nous avons consigné, dans le tableau suivant, les dimensions des différents tissus des coupes que nous venons de décrire :

	Air normal.	Air sec.
Écorce	1,0	0,8
Sclérenchyme	0,9	1,3
Assise subéro-phellodermique	0.2	0,4
Liber	0,7	0,6
Bois	1,6	2,2
Zone périmédullaire	0,5	0,7

Ce qui nous permet encore de constater que l'air sec, par rapport à l'air normal, a :

Diminué le rayon de l'écorce ;

Augmenté la production du sclérenchyme ;

Provoqué l'apparition et le développement plus rapide d'une assise subéro-phellodermique dans la région externe du péricycle ;

Augmenté le développement du bois et de tous les éléments de soutien.

De son côté, l'air humide a agi dans le sens exactement contraire, il a :

Augmenté le rayon de l'écorce ;

Diminué la production du sclérenchyme ;

Empêché l'apparition du liège ;

Considérablement réduit la différenciation de l'élément ligneux.

LABIÉES

Coleus Blumei.

La durée de l'expérience faite sur ces plantes a été de deux mois et demi, placées dans les cloches en des milieux différents le 22 mai, elles s'y sont développées et ont été retirées le 14 août. Elles présentaient alors entre elles un certain nombre de caractères différentiels :

Les plantes développées dans l'air sec ont une hauteur moindre que celles qui ont poussé dans l'air normal, elles ont des feuilles plus petites, mais dans lesquelles la pigmentation est bien plus prononcée, les diverses couleurs qui font leur ornementation (rouge, jaune, vert) sont beaucoup plus vives. Elles sont plus épaisses, et le port général de la plante est plus ferme. Les entre-nœuds y sont en plus grand nombre; dans presque tous les échantillons on en compte deux de plus; enfin, beaucoup des feuilles de la base sont tombées.

Pour les plantes développées dans l'air humide, on constate, au contraire, une augmentation de la surface des feuilles ainsi que de leur épaisseur et en même temps une diminution considérable dans l'intensité de leur coloration, toutes les couleurs si riches des échantillons normaux, et dont l'éclat est rehaussé encore dans les plantes de l'air sec, sont devenues pâles et faibles.

La hauteur des plantes est plus grande, les pousses ont atteint :

	Centimètres.
Air sec	13
Air normal	18
Air humide	21

Le nombre des entre-nœuds est le même que dans les plantes normales; deux échantillons ont bien présenté un entre-nœud de moins, mais comme le sommet de la pousse

avait été entamé par les chenilles, nous ne pouvons en tenir compte. Aucune des feuilles n'est tombée.

MORPHOLOGIE INTERNE

a. *Air normal.* — L'épiderme présente une cuticule de peu d'épaisseur, à la suite de laquelle se rangent un certain nombre d'assises à parois épaissies; l'écorce interne est formée de grandes cellules allongées et radialement cloisonnées.

Au-dessus du liber, se trouvent de petits paquets de sclérenchyme dont les cellules ont des lumières très étroites.

Les faisceaux libéro-ligneux forment quatre masses importantes aux quatre angles des coupes. Ils sont réunis par une assise génératrice dont le fonctionnement est assez avancé, et dans l'intervalle de deux faisceaux consécutifs, nous avons constaté l'existence de deux ou trois autres petits faisceaux.

Dans tous ces faisceaux d'ailleurs, les vaisseaux sont peu nombreux.

b. *Air sec.* — Dans l'air sec, l'écorce a un rayon bien moindre, l'épiderme à cuticule épaisse surmonte six ou sept assises de liège dont nous n'avons pas trouvé trace dans les coupes correspondant à l'air normal.

La zone corticale interne a ses cellules complètement écrasées.

Les arcs de sclérenchyme que l'on trouve au-dessus des faisceaux libéro-ligneux sont plus importants à la fois comme nombre de cellules et comme dimensions; la lignification y est également plus accusée.

Non seulement les faisceaux libéro-ligneux sont de plus grandes dimensions, mais les vaisseaux y sont beaucoup plus nombreux.

Enfin l'assise génératrice ayant fonctionné beaucoup plus activement, ces faisceaux sont complètement réunis les uns aux autres par des formations ligneuses ayant déter-

miné un véritable anneau d'une épaisseur de six ou sept cellules.

c. *Air humide.* — Les coupes faites dans les plantes provenant de l'air humide nous offrent d'une façon générale une bien moins grande différenciation des tissus quels qu'ils soient.

L'écorce et la moelle y ont plus d'importance, les cellules y sont plus grandes. Mais l'on y rencontre une réduction considérable de l'élément de soutien et de l'élément conducteur.

Les vaisseaux, moins lignifiés, y sont aussi moins nombreux, mais ils présentent une lumière plus large. Les faisceaux libéro-ligneux sont isolés les uns des autres par de larges espaces de tissu parenchymateux, et les faisceaux intermédiaires sont moins nombreux que dans l'air normal.

Le tableau suivant met en évidence les dimensions des tissus de la tige des Coleus, développés dans les différents milieux.

Tissus considérés.	Air sec.	Air normal.	Air humide.
Écorce	1,2	2,0	2,4
Sclérenchyme	0,6	0,4	0,2
Liber	1,0	0,7	0,6
Bois	7,0	6,0	3,9
Moelle	14,0	18,0	19,0

Ces dimensions sont prises sur un des faisceaux principaux.

La feuille nous montre, elle aussi, des différences dans le même sens par rapport aux nervures. Le mésophylle possède un tissu en palissade plus accentué dans l'air sec alors qu'au contraire il subit une réduction dans l'air humide, et que le tissu lacuneux y accentue son importance et ses caractères.

Tandis que l'on observe un nombre de stomates plus grand sur l'épiderme du milieu sec, en même temps que leurs dimensions se réduisent, c'est l'inverse qui se produit dans le milieu humide.

EUPHORBIACÉES

Ricinus communis.

MORPHOLOGIE EXTERNE

Deux sortes d'expériences furent tentées sur cette espèce. Une première s'adressa à des plantes prises à partir de la graine et développant tout leur appareil végétatif, dès le début de son apparition, dans les milieux sec, normal ou humide.

On put aisément constater qu'au bout de peu de temps, à partir du moment où la germination eut commencé, les plantes placées dans le milieu humide prenaient une avance marquée sur les deux autres. L'axe hypocotylé s'allongea rapidement, en même temps que les cotylédons s'élargissaient énormément tout en prenant rapidement (au bout de quelques jours) une teinte vert jaunâtre dont l'intensité alla en diminuant de plus en plus.

Les entre-nœuds prirent un grand développement et les premières feuilles firent leur apparition bien avant celles des plantes placées dans le milieu normal.

Les échantillons qui se développèrent à l'air sec au contraire présentèrent une réduction notable de la longueur de l'axe hypocotylé et des entre-nœuds, une diminution de la surface foliaire (fig. 10), la coloration des feuilles était beaucoup plus foncée que normalement, et, tandis que dans les milieux normal et humide leur pétiole décrivait avec la tige un angle presque droit, elles avaient tendance à se rabattre le long de l'axe qui les soutenait.

Les racines, plus développées dans les plantes provenant de l'air desséché, l'étaient moins dans celles dont l'appareil aérien avait grandi dans l'air saturé d'humidité.

Il faut signaler encore, ici, l'influence de l'air, soit sec, soit humide, sur la production des glandes que l'on trouve

chez ces plantes, répandues sur les feuilles et les pétioles. Très volumineuses comme on sait, chez les plantes normales, ces glandes restreignent leurs dimensions dans l'air desséché, mais elles sont en plus grand nombre. Dans le milieu humide, elles sont également plus nombreuses que dans l'air normal.

Au moment où les échantillons furent recueillis, c'est-à-dire cinq semaines après leur mise en expérience, ceux du

Fig. 10. — I, feuille développée à l'air sec; II, feuille développée à l'air normal; III, feuille développée à l'air humide.

milieu normal avaient leurs cotylédons en place et ils présentaient au-dessus quatre feuilles bien développées.

Ceux du milieu sec avaient perdu leurs cotylédons depuis un certain temps déjà, on y comptait quatre feuilles, les premières bien développées mais les secondes très en retard sur celles du milieu normal.

Enfin les plantes provenant de l'air saturé d'humidité avaient conservé leurs cotylédons et possédaient 4 feuilles larges et bien étalées.

On trouvera les dimensions comparées des différentes parties de ces germinations dans le tableau ci-dessous :

Parties du végétal considérées.	Air sec.	Air normal.	Air humide.
Hauteur totale de la plante.....	9,1	11,5	16,4
Cotylédons.....	5,0	6,5	7,8
Pétiole des cotylédons.....	2,4	3,5	5,1
Premières feuilles.....	3,2	6,0	9,5
Pétiole de la première feuille....	2,7	2,5	4,0
Deuxièmes feuilles.....	1,3	3,2	7,0
Pétiole de la deuxième feuille...	0,4	2,8	4,2
Axe hypocotylé.....	8,0	9,0	13,4
Tige.....	1,1	2,0	3,1

Une deuxième série d'expériences s'adressa à des germinations déjà avancées et choisies au moment de la mise en expérience de la façon qui a été décrite plus haut, c'est-à-dire prises aussi semblables que possible dans un lot obtenu lui-même à la suite de sélections successives. Placées dans des cloches remplies d'air soit sec, soit humide, elles y ont évolué pendant trois mois.

Les différences dans leur morphologie externe sont les mêmes que précédemment :

Pour l'air humide : développement exagéré de la tige et de la surface foliaire, mais diminution de la chlorophylle ; les feuilles, plus larges que dans les autres milieux, sont d'un vert très pâle, presque jaunes et très molles au toucher.

Les cotylédons existent encore et les glandes sont moins nombreuses que dans les autres échantillons ; le système radiculaire nous montre la racine principale bien développée, mais le nombre des radicelles très réduit.

Dans l'air sec : il faut signaler, par rapport aux plantes normales, l'absence des cotylédons dont la chute a eu lieu un mois après la mise en expérience ; la diminution de la surface foliaire, l'augmentation des glandes réparties sur les feuilles et les pétioles. Les feuilles plus petites sont d'un vert plus foncé et plus ferme.

Les radicelles sont beaucoup plus abondantes et la racine principale présente un diamètre sensiblement égal à la racine normale.

La longueur du pétiole des premières feuilles est de :

	Centimètres.
Air sec	5,9
Air normal	7,0
Air humide	9,1

MORPHOLOGIE INTERNE

Tige. — a. *Air normal.* — Épiderme à cuticule mince huit assises de collenchyme, cinq parenchymateuses. Les faisceaux libéro-ligneux primaires sont nettement séparés par de larges espaces parenchymateux où l'assise génératrice commence à fonctionner. Les cellules de la moelle, toutes semblables, sont à parois minces.

b. *Air sec.* — L'épiderme a des cellules plus petites et présente une cuticule plus marquée, l'épaississement du collenchyme qui se borne à sept assises de cellules est plus accentué. On trouve ensuite trois assises compactes de cellules parenchymateuses, puis une zone de cellules écrasées à laquelle succède une assise formée de grands éléments.

Le rayon de l'écorce est moindre que celui des plantes normales.

Les faisceaux libéro-ligneux sont plus nombreux, le liber ne présente rien de spécial, mais l'assise génératrice est à un état avancé de fonctionnement : les faisceaux primaires du bois sont noyés dans les formations secondaires, nettement différenciées sur six assises. La moelle, à structure très homogène, présente une grande lacune centrale.

c. *Air humide.* — L'épiderme sans cuticule a ses cellules légèrement allongées dans le sens radial et précède une assise sous-épidermique à grandes cellules.

Viennent ensuite quatre assises de collenchyme seulement, puis six à sept de grands éléments parenchymateux lâchement unis, et qui laissent entre eux de vastes méats.

Les faisceaux libéro-ligneux primaires sont nettement séparés les uns des autres par de larges rayons médullaires, dans lesquels on n'aperçoit aucune trace de sclérification;

l'assise génératrice commence seulement à s'indiquer par quelques cloisonnements tangentiels dans les cellules.

Les vaisseaux du bois sont d'un diamètre plus grand que ceux de l'air normal, mais ils sont moins nombreux. Il n'y a pas de formations secondaires. La moelle est formée de grandes cellules à parois très minces.

Les dimensions des divers tissus dans les trois milieux sont résumées dans le tableau ci-dessous :

Différents tissus.	Air sec.	Air normal.	Air humide.
Écorce	1,4	2,5	3,0
Liber et assise génératrice	0,3	0,5	0,4
Sclérenchyme	0,5	»	»
Bois	2,2	0,8	0,6
Moelle	20,0	24,0	26,0

Axe hypocotylé. — a. *Air normal*. — L'épiderme, à cuticule mince, est formé de petites cellules serrées et allongées dans le sens radial. Viennent ensuite quatre assises de collenchyme auxquelles font suite sept assises de cellules parenchymateuses dont le diamètre va en grandissant à mesure que l'on s'éloigne de la périphérie de la coupe.

Après ces assises, on trouve des arcs de sclérenchyme péricyclique avec cellules à parois épaissies, mais à peine sensibles aux réactifs de la lignine.

Le liber a conservé la forme primitive de ses cellules.

L'assise génératrice, en plein fonctionnement, a donné naissance à cinq assises de bois secondaire dans lesquelles on compte peu de vaisseaux et dont la continuité est interrompue par de larges rayons médullaires.

Le bois primaire, rejeté vers la moelle, est noyé dans une masse de tissu parenchymateux à petites cellules, ses vaisseaux ont conservé leur forme et leurs dimensions, sans avoir subi aucun écrasement.

La zone périmédullaire ne présente pas trace de lignification et la moelle, à grands éléments, laisse au centre une lacune assez notable provenant de la résorption des cellules.

b. *Air sec*. — L'épiderme ne présente pas de différences

sensibles avec celui du milieu précédent, mais l'assise sous-épidermique est constituée par de grandes cellules et le collenchyme est plus important quant au nombre des assises.

L'écorce proprement dite, parenchymateuse, à éléments très serrés, laissant entre eux peu de méats, nous montre ici, dans la zone moyenne, une région totalement écrasée dénotant un état de différenciation plus avancé que celui que nous avons trouvé dans les échantillons normaux.

Les arcs de sclérenchyme ont un développement plus accentué que précédemment et les parois très épaisses des fibres péricycliques se colorent de façon très intense en présence du vert d'iode. Le liber vient écraser contre eux ses cellules. Les formations secondaires libéro-ligneuses sont plus accentuées ici, et le nombre des vaisseaux a augmenté ainsi que leurs dimensions.

A l'extrémité et autour des vaisseaux primaires dont les plus externes sont écrasés, les cellules parenchymateuses offrent des traces de lignification. La moelle est à cellules plus serrées et ne présente pas de lacune en son milieu.

c. *Air humide.* — L'épiderme est à grandes cellules radialement allongées, le tissu cortical est plus développé que dans l'air normal, mais plus lâche et l'on n'y aperçoit pas de formations scléreuses.

L'assise libéro-ligneuse est au début de son fonctionnement, et il n'y a pas encore de formations secondaires. Les faisceaux de bois primaire renferment des vaisseaux de faible diamètre.

La moelle est formée de grandes cellules à parois très minces, sans aucun épaississement, même cellulosique, dans la région périmédullaire.

Pétiole. — Nous retrouvons, à peu de choses près dans le pétiole, les mêmes différences d'un milieu à l'autre, déjà signalées à propos de la tige.

Notons cependant que la différenciation des tissus secondaires est plus marquée encore ici, dans les échantillons

provenant de l'air sec, le collenchyme est également beaucoup plus développé que dans les pétioles qui ont poussé dans les conditions normales.

L'écorce très serrée et homogène dans le milieu sec, l'est moins dans l'air normal et devient franchement lacuneuse dans le milieu humide; il en est de même pour la moelle.

Limbe. — Le limbe présente des modifications importantes :

Dans l'air sec, les feuilles plus vertes, plus épaisses et plus petites, nous montrent un tissu palissadique plus développé; le tissu lacuneux, moins important, est plus pauvre en lacunes et présente des cellules à forme moins ronde. Le nombre des stomates est accru.

Dans l'air humide, les feuilles plus minces, plus pâles, et plus grandes, ont moins de stomates par unité de surface; elles diminuent leur tissu palissadique et augmentent les lacunes de leur tissu lacuneux dont les cellules sont plus arrondies.

L'arc scléreux de la nervure médiane, ainsi que les cordons de sclérenchyme marginal, plus développés dans l'air sec que dans l'air normal, sont très réduits dans l'air humide.

COMPOSÉES

Aster sinensis.

MORPHOLOGIE EXTERNE

Tous les sujets, qui provenaient de semis, ont fleuri dans l'air sec. Au moment où je les ai recueillis ils étaient en boutons dans l'air normal et deux fleurs seulement s'étaient épanouies sur dix plantes en expérience ; toutes celles qui se sont développées à l'air humide montraient des boutons floraux en nombre moindre et dans un état beaucoup moins avancé que dans les autres milieux.

Dans l'air sec, on constate en outre que les feuilles, de dimensions plus petites que normalement, ont une coloration verte plus accentuée ; leur limbe est à sillons plus profonds et leur chute a été plus précoce.

L'air humide a agi en sens contraire de l'air sec, les feuilles plus pâles que dans l'air normal, ont un limbe à découpures moins accentuées et à surface plus grande.

Les entre-nœuds sont en même nombre dans les trois milieux, mais leurs dimensions plus réduites dans l'air sec, sont en revanche augmentées dans l'air humide. Il faut de plus signaler dans ce dernier la plus grande abondance de rameaux secondaires.

MORPHOLOGIE INTERNE

Les coupes faites à la même hauteur dans des entre-nœuds comparables nous ont donné les résultats suivants :

a. *Air normal.* — Les cellules à parois épaissies de l'épiderme ont une cuticule assez épaisse. A cette assise, en succèdent cinq autres de collenchyme, puis vient l'écorce interne dont les éléments à parois minces sont cloisonnés radialement; en face des portions plus épaisses de collenchyme se trouvent des canaux sécréteurs.

Le liber se présente sous la forme de petits paquets surmontés par des arcs de fibres sclérifiées ; l'assise génératrice a fonctionné activement et à sa suite, se trouvent cinq ou six assises différenciées, mais dans lesquelles la lignification n'est pas encore visible.

Les vaisseaux primaires, non écrasés, sont noyés dans une plage de tissu parenchymateux à très petites cellules. Ces vaisseaux sont peu nombreux. On compte ensuite deux assises de cellules médullaires lignifiées, le reste de la moelle est parenchymateux.

b. *Air sec.* — La cuticule ne présente pas de différence d'épaisseur avec celle des échantillons normaux, les cellules de l'épiderme sont de dimensions légèrement réduites. Sept assises de collenchyme lui font suite ; on trouve moins de

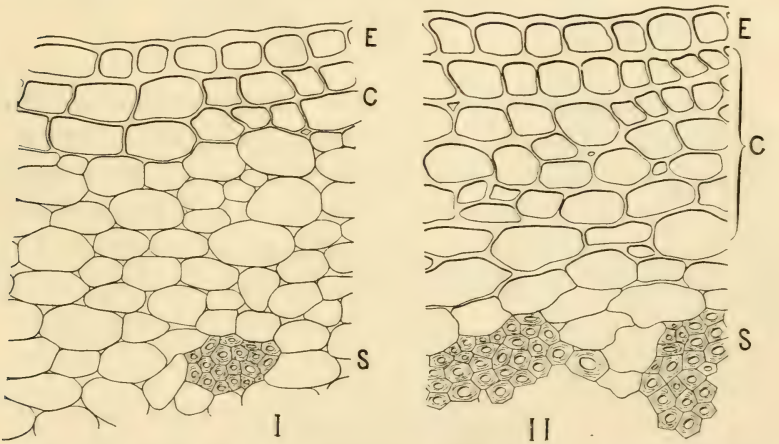


Fig. 11. — I, écorce de la tige développée à l'air normal ; II, écorce de la tige développée à l'air sec. Ces deux figures montrent le plus grand développement du collenchyme en C (fig. II), la plus grande homogénéité de l'écorce et, de plus, l'importance plus grande du sclérenchyme S.

cloisonnements dans les cellules de l'écorce interne, mais les canaux sécréteurs y ont plus d'importance (fig. 11).

Les arcs de sclérenchyme qui surmontent le liber sont plus marqués, le nombre des fibres est plus grand, les parois plus épaisses.

Le liber s'y montre plus accentué ; au lieu d'être distribué

en petits paquets séparés par du tissu parenchymateux, il forme un anneau complet circonscrivant un anneau ligneux offrant avec celui qui a été décrit précédemment des différences importantes : son rayon est plus grand, les vaisseaux y sont plus nombreux, à parois plus épaisses et à lumière plus large ; les formations secondaires sont plus avancées et les vaisseaux primaires ont leurs parois écrasées les unes contre les autres.

De plus, dix assises périmédullaires sont lignifiées, et presque toutes les cellules de la moelle sont en train d'en faire autant.

Le tableau suivant permet de comparer l'importance de ces tissus dans l'air sec et dans l'air normal.

Milieux.	Écorce.	Sclérenchyme.	Bois.	Moelle.
Air sec.....	1,7	1,0	9,0	13
Air normal.....	2,2	0,5	7,5	15

Dans l'air humide, nous ne trouvons pour ainsi dire plus de cuticule ; l'écorce a un rayon plus grand mais nous n'y voyons plus que trois assises de collenchyme ; le sclérenchyme y est moindre. Le rayon de l'anneau de bois a des dimensions plus réduites, mais les vaisseaux, de diamètre plus large, sont moins nombreux que dans les plantes de l'air normal. La moelle ne présente pas trace de lignification.

CONVOLVULACÉES.

Convolvulus tricolor.

MORPHOLOGIE EXTERNE

A la fin de l'expérience qui a duré du 13 juillet au 29 septembre, les plantes présentaient les différences suivantes :

Les portions de l'appareil végétatif développées dans les différents milieux ont :

	Centimètres.
Air normal	24,7
Air sec	21,8
Air humide	27,9

Remarquons que malgré la hauteur moindre de la pousse développée dans l'air desséché, celle-ci a fourni douze entre-nœuds, alors que dans les deux autres milieux on n'en compte que dix. Ces entre-nœuds ont naturellement des dimensions moindres que ceux de l'air normal, tandis qu'elles sont exagérées dans l'air humide; on peut s'en rendre aisément compte à l'inspection du tableau ci-dessous.

Numéro d'ordre des entre-nœuds.	Air normal.	Air sec.	Air humide.
Longueur du 1er entre-nœud.....	3,0	2,1	4,5
— 2e —	2,4	2,0	2,9
— 3e —	2,5	3,0	2,7
— 4e —	2,5	1,9	3,7
— 5e —	3,2	1,7	3,2
— 6e —	3,5	3,0	3,5
— 7e —	3,2	2,4	2,4
— 8e —	2,7	2,1	2,1
— 9e —	1,2	1,9	1,9
— 10e —	0,5	1,0	1,0
— 11e —	»	0,4	»
— 12e —	»	0,3	»

La culture des plantes n'a pas été menée jusqu'à la floraison.

Les feuilles se présentent beaucoup plus petites, dans le milieu sec et notablement plus grandes et plus larges, dans le milieu humide que dans le milieu normal.

La différence d'épaisseur au toucher se retrouve ici nettement accusée, et de plus la tige, comme les feuilles, développées à l'air sec sont recouvertes de poils plus abondants que normalement, alors que les mêmes parties qui ont évolué dans l'air saturé d'humidité sont pour ainsi dire dépourvues de productions pilifères.

Ajoutons que l'appareil radiculaire des plantes dont l'appareil aérien a poussé dans l'air desséché est beaucoup plus développé que celui des échantillons normaux et qu'il a

acquis une importance bien moindre au contraire dans ceux de l'air humide.

MORPHOLOGIE INTERNE

Tige. — a. *Milieu normal.* — L'épiderme présente à sa face supérieure une légère cuticule à peine indiquée et quelque peu plissée. Les assises qui lui font suite sont formées de cellules rondes, de taille moyenne, laissant entre elles des méats nombreux et assez grands, surtout dans le haut, puis vient une assise de cellules aplaties en circonscrivant quatre ou cinq autres de grandes cellules à parois minces entre lesquelles on voit peu de méats ; ceux-ci, quand ils existent, sont de très petites dimensions.

Le liber secondaire assez développé présente, au milieu d'un parenchyme à larges cellules, de petits groupes polygonaux d'éléments étroits provenant évidemment du cloisonnement longitudinal en tous sens d'un certain nombre de segments primitifs.

L'anneau ligneux a ses vaisseaux encore non lignifiés dans le voisinage de l'assise génératrice ; partout, d'ailleurs, la lignification est peu accentuée et les parois cellulaires ne prennent la coloration verte que très imparfaitement; seuls les vaisseaux primaires se colorent bien.

Un liber périmédullaire développé se trouve disposé par petits paquets répartis soit en face des faisceaux, soit en face des rayons médullaires.

Quant à la moelle, elle est constituée, dans sa partie externe par de grandes cellules que séparent quelques méats de petites dimensions ; le reste constitue un ensemble assez homogène, formé de cellules plus petites, étroitement unies entre elles; le centre de la moelle est résorbé.

b. *Milieu humide.* — Les cellules épidermiques sont plus grandes et l'on ne remarque pas trace de cuticule, la paroi extérieure des cellules étant simplement plus épaisse que les autres. Il n'y a aucune distinction entre l'écorce externe et

l'écorce interne, la transition de l'une à l'autre se fait insensiblement par la dimension des cellules qui vont en grandissant de la périphérie vers le centre de la coupe : toutes ces cellules sont à parois très minces.

Les méats se sont notablement agrandis dans ce milieu, et dans plusieurs points on peut les considérer comme de véritables lacunes.

Le liber externe se traduit par quatre à cinq assises de cellules polygonales sans aucune espèce d'écrasement; il a un développement moindre que dans les coupes des échantillons normaux.

L'anneau de bois ne présente que des piles de cellules imparfaitement lignifiées et séparées par de larges rayons médullaires parenchymateux. Les vaisseaux sont également en moins grand nombre qu'au cas précédent.

Le liber interne est bien moins accusé que dans l'air normal, les petits paquets situés en face des faisceaux sont de dimensions très faibles.

La moelle est à peu près complète et on n'y voit au centre que le début de la résorption des cellules; en revanche elle est formée de grandes cellules allongées, étirées en quelque sorte et séparées par d'énormes lacunes; elle présente tout à fait l'allure du tissu parenchymateux d'une plante aquatique.

Milieu sec. — Ici l'épiderme offre une cuticule épaisse; toutes les parois des cellules corticales sont également épaissies, mais ces cellules sont plus intimement unies entre elles que dans le premier milieu, et ne laissent entre elles que de forts petits méats sans qu'on puisse distinguer de lacunes. De plus, en certains endroits, la séparation entre l'écorce externe et l'écorce interne est nettement accusée par la présence d'une, quelquefois de deux assises complètement écrasées, et dont les éléments avaient été préalablement allongés dans le sens tangentiel. Notons encore que les cellules des deux dernières assises de l'écorce interne sont fortement cloisonnées.

Les cellules du liber externe forment un anneau complet; les formations secondaires sont très nettes, mais les grandes cellules visibles dans les coupes normales n'existent plus ici, les formations secondaires ayant en quelque sorte homogénéifié ce tissu.

L'anneau ligneux, beaucoup plus important cette fois que dans l'air normal, comprend des vaisseaux plus nombreux, mais à parois plus fortement lignifiées; toutes les cellules qui unissent ces vaisseaux ont également subi une forte lignification. Les formations secondaires sont très accusées.

Plus développé aussi est le liber périmédullaire, qui forme en certains endroits, tels que l'extrémité des vaisseaux, des plages d'une dizaine d'assises de cellules à parois minces et froissées.

La moelle présente une structure plus serrée et des éléments plus petits; mais tout le centre est résorbé, bien plus encore que dans les échantillons développés normalement; malgré cela, son rayon est plus faible.

Les dimensions relatives des tissus dans les trois milieux sont réunies dans le tableau suivant qui fait bien ressortir les différences qu'elles présentent.

Milieux.	Ecorce.	Sclérenchyme.	Liber ext.	Bois.	Moelle.
Normal.....	2,2	»	0,5	1,0	12
Sec.....	1,9	0,2	0,7	1,9	10
Humide.....	3,0	»	0,6	0,7	13

Signalons encore que le milieu sec nous montre le début des formations scléreuses que nous n'avons trouvé dans aucun des deux autres.

Pétiole. — Le pétiole nous offre des différences variant absolument dans le même sens. Aussi, n'entrerai-je pas ici dans une description inutile et me bornerai-je à donner le tableau suivant :

Tissus considérés.	Air sec.	Air normal.	Air humide.
Écorce.....	3,0	3,5	4,0
Larg. du faisceau libéro-ligneux.	8,0	5,0	3,9
Sclérenchyme.....	0,4	0,3	»
Bois.....	1,3	0,9	0,6

d'après lequel on peut se rendre compte de l'augmentation, relativement très grande dans l'air humide, des tissus conducteurs et de soutien, et de la plus grande importance, au contraire, qu'acquièrent ces derniers dans l'air desséché en même temps que les éléments corticaux et médullaires subissent une réduction marquée.

Limbe. — Les feuilles, très épaisses comparativement à leur largeur dans l'air sec, montrent un épiderme à parois cellulaires presque rectilignes, et à stomates plus nombreux que dans les pousses normales ; le tissu palissadique y est plus développé, surtout sur les bords du limbe est diminué le nombre des lacunes du tissu lacuneux. Quant aux nervures, elles frappent l'œil par le grand développement des éléments de soutien, et les formations scléreuses y sont importantes.

Dans l'air humide, les feuilles se sont comportées tout autrement, les cellules sont agrandies ; l'épiderme et leurs parois sont devenues très sinueuses ; le nombre des stomates est bien moins grand et leurs dimensions dépassent la normale ; le tissu palissadique a subi une notable réduction, tandis qu'au contraire le tissu lacuneux a exagéré ses caractères. La réduction est également très évidente sur les faisceaux libéro-ligneux, de même que sur les cordons de sclérenchyme.

OENOTHÉRACÉES

Fuchsia fulgens.

Les expériences ont porté sur un grand nombre de pieds et ont duré du 15 mai au 18 août.

Quelques particularités intéressantes sont à signaler :

Les échantillons développés dans l'air desséché se sont développés beaucoup moins en hauteur que ceux qui ont poussé normalement, mais ils ont fleuri avec une avance de

près de deux semaines sur ces derniers; ils ont en outre donné plus de rameaux secondaires.

Ceux de l'air humide étaient encore en boutons lors de la récolte des échantillons, pas une fleur ne s'était ouverte, montrant ainsi un retard considérable sur les échantillons de l'air normal. Mais, par contre, ils ont, dans leur période de végétation, acquis près d'un tiers de hauteur de plus. Notons en outre que le nombre des boutons floraux est moindre dans ce milieu que dans les deux autres.

L'air sec qui a développé une rigidité plus grande de tous les organes de la plante, tiges, pétioles, feuilles, a de plus entraîné la chute très précoce de ces dernières. Presque toutes celles de la base des échantillons observés n'existent plus alors que dans ceux de l'air normal, une ou deux seulement se sont détachées, et que toutes sont en place dans les plantes du milieu humide.

L'appareil pilifère, peu développé normalement, présente une certaine importance dans les plantes de l'air sec et fait presque totalement défaut sur celles de l'air humide.

Notons encore que les plantes dont l'appareil aérien a évolué dans l'air desséché ont un appareil radiculaire excessivement développé, notablement plus que celles de l'air normal et que par rapport à celles-ci les plantes développées dans l'air saturé d'humidité présentent une réduction très grande de ce même appareil.

MORPHOLOGIE INTERNE

L'examen microscopique des coupes faites à la même hauteur d'entre-nœuds comparables, nous a donné les résultats suivants :

a. *Air normal.* — L'écorce dont le rayon est faible débute par un épiderme sans cuticule, dont quelques cellules se terminent par un poil, elle continue par quatre assises de grandes cellules à parois minces, puis viennent quatre à cinq assises de cellules aplaties et allongées tangentielle-

ment. Cet écrasement au début laisse cependant très visible encore la lumière des cellules.

Le liber normal ne présente pas d'aplatissement de ses cellules.

L'anneau ligneux complet montre peu de vaisseaux et leurs parois sont peu épaissies. Les faisceaux primaires sont rejetés à l'extrémité où ils sont noyés dans du liber interne.

Quant à la moelle elle est tout à fait parenchymateuse, et composée d'éléments polyédriques grands à parois très minces.

b. *Air sec.* — L'air sec manifeste nettement son influence

L'écorce présente un rayon plus faible que précédem-

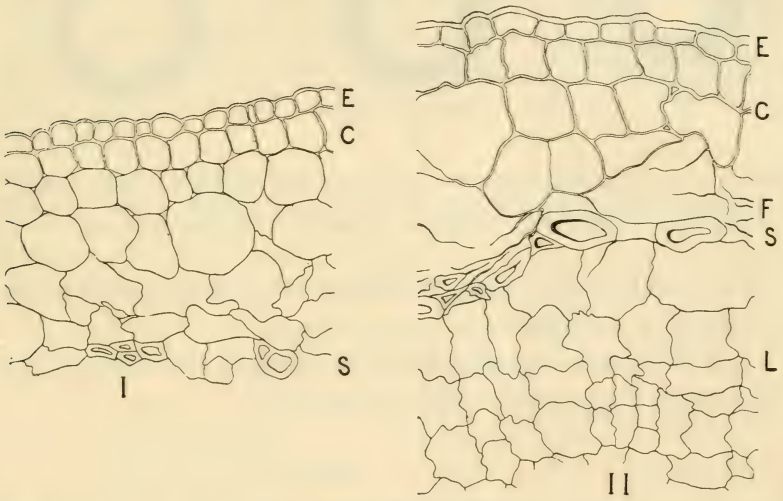


Fig. 12. — I, écorce de la tige normale ; II. écorce de la tige développée dans l'air sec ; E, épiderme ; C, collenchyme ; S, fibres sclérifiées ; F, zone des cellules écrasées ; dans II, on a figuré de plus le liège L qui n'existe pas encore dans l'écorce normale.

ment, les cellules de l'épiderme sont à parois plus épaisses et de plus cet épiderme est cutinisé.

Les deux assises qui lui font suite ont également épaissi leurs parois cellulaires. Ensuite viennent plusieurs assises, dont il est impossible de fixer le nombre, car elles ont en effet subi de la part du cylindre central une poussée telle

que toutes leurs cellules sont complètement écrasées, et que la plupart de leurs parois se sont résorbées.

L'écorce interne présente quelques cellules aplaties tangentiellement et dont les parois radiales sont plissées.

Le liber a plus d'importance que dans le milieu précédent.

La différence la plus marquée, s'accuse dans l'existence d'une assise subéro-phellodermique très nette qui est en plein fonctionnement et qui nous met sous les yeux cinq

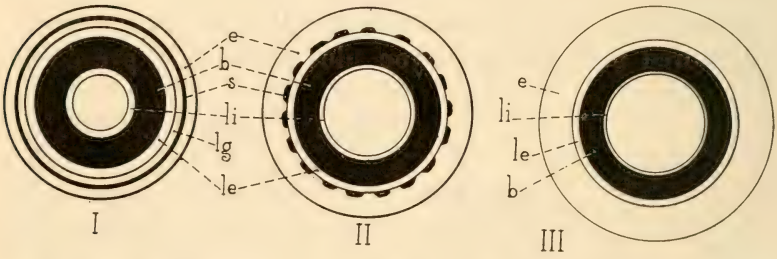


Fig. 13. — I, tige développée à l'air sec; II, tige développée à l'air normal; III, tige développée à l'air humide; *e*, écorce; *s*, sclérenchyme; *le*, liber externe; *li*, liber interne; *m*, moelle; *lg*, assise subéro-phellodermique.

ou six assises de liège; on peut s'en rendre compte par l'examen de la figure 12.

Les différents caractères de ces trois tiges sont schématiquement représentés dans la figure 13.

AMARANTACÉES

Achyranthes angustifolia.

Durée de l'expérience. — Du 14 juin au 2 septembre.

MORPHOLOGIE EXTERNE

Nous remarquons d'abord des différences extérieures assez marquées entre les échantillons développés dans les trois milieux.

Ceux de l'air sec ont subi une réduction notable dans leur développement en longueur, tandis qu'ils ont acquis, en revanche, un diamètre plus grand ; les pousses qui ont évolué dans l'air desséché ont un aspect noueux, elles paraissent comme ramassées sur elles-mêmes, et en même temps elles sont plus épaisses et plus rigides.

Les feuilles, de dimensions moindres que dans l'air normal, offrent une coloration rouge beaucoup plus intense ; la couleur de la tige est également plus vive.

Ceux de l'air humide, au contraire, offrent des pousses de plus grandes dimensions en hauteur, mais dont l'épaisseur est moindre, leur extrémité est recourbée sur elle-même, comme si elles ne pouvaient supporter leur propre poids. Les feuilles ont exagéré leurs dimensions tant en longueur qu'en largeur, mais elles sont, comme la tige d'ailleurs, d'une coloration beaucoup plus pâle que celles du milieu normal.

Les échantillons de l'air humide, comme ceux de l'air normal, possèdent toutes leurs feuilles ; celles qui occupaient la base des pousses de l'air sec sont tombées, et celles qui restent cèdent sous l'influence d'un choc léger.

Les dimensions comparatives des plantes soumises à l'expérience sont relatées dans le tableau suivant :

	Air sec.	Air normal.	Air humide.
Hauteur totale.....	23	28	34
Nombre des entre-nœuds..	17	17	14

Comme on le voit par ces chiffres, le nombre des entre-nœuds, identique dans les milieux sec et normal, est bien moindre dans le milieu humide ; mais en revanche, ces entre-nœuds sont bien plus développés dans leur longueur alors que celle-ci est notablement diminuée dans l'air sec.

MORPHOLOGIE INTERNE

a. *Air normal.* — L'épiderme présente de petites cellules : à sa suite, viennent quatre assises collenchymateuses

dans lesquelles l'épaississement cellulosique est faible.

Les cellules corticales qui suivent se signalent par de nombreux cloisonnements radiaux.

Puis l'on rencontre, circonscrivant le reste de la coupe, un certain nombre de paquets de fibres scléreuses à parois assez épaisses.

L'assise la plus interne du péricycle a cloisonné les cellules; elle a produit un anneau de méristème double, dans lequel, de place en place, quelques vaisseaux de bois se sont différenciés dans les tissus provenant du feuillet interne de ce méristème.

Le feuillet externe a donné du tissu parenchymateux surtout; on peut cependant, de loin en loin, y distinguer quelques petits paquets de liber en face du bois.

Quant aux faisceaux primaires que l'on trouve en dedans, ils nous montrent quelques vaisseaux du bois accolés, mais sans formation scléreuse autour d'eux.

La moelle est formée d'un tissu compact où les cellules laissent entre elles quelques méats de faibles dimensions.

b. *Air sec.* — Les éléments de l'épiderme sont plus petits; les assises collenchymateuses, plus nombreuses, y présentent un épaississement plus marqué. Les cellules corticales n'ont plus que quelques cloisonnements, dans la partie interne de l'écorce elles sont très fortement aplaties et allongées tangentiellement.

Ainsi que le montre la figure 14, les paquets de fibres scléreuses ont une importance qu'ils n'ont pas dans les coupes des échantillons précédents; l'assise génératrice surnuméraire, ainsi que l'appelle M. van Tieghem (1), est ici beaucoup plus différenciée; les vaisseaux du bois, répartis dans le méristème, sont beaucoup plus nombreux, plus gros, et groupés par paquets de six à huit.

Toutes les cellules de ce méristème, séparant les faisceaux

(1) Van Tieghem, *Traité de botanique*, p. 825.

secondaires, sont lignifiées ; les paquets de liber formés sont beaucoup plus importants.

Les faisceaux primaires sont plus développés, avec des vaisseaux plus nombreux réunis par des formations sclé-reuses abondantes.

Le tissu parenchymateux, séparant la première rangée des faisceaux libéro-ligneux de l'assise surnuméraire, est d'une épaisseur moindre que dans l'air normal; certains des vaisseaux sont même en contact avec cette assise.

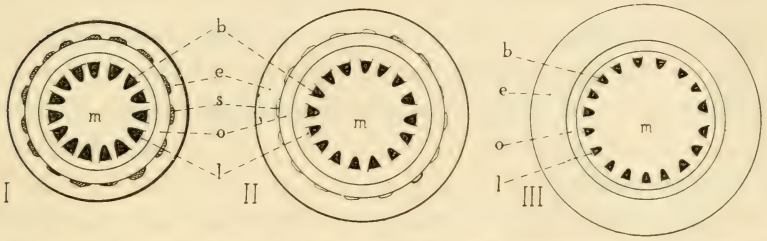


Fig. 14. — I, tige développée à l'air sec; II, tige développée à l'air normal; III, tige développée à l'air humide; *e*, écorce; *s*, sclérenchyme; *o*, assise génératrice surnuméraire; *l*, liber; *b*, bois; *m*, moelle.

La moelle est ici très compacte et il est difficile de distinguer les méats signalés plus haut ; en un mot, la moelle et l'écorce sont plus homogènes que dans l'air normal.

c. *Air humide.* — Les coupes faites dans les pousses provenant de ce milieu nous montrent un retard très grand dans la différenciation de tous les tissus.

C'est tout d'abord une écorce dont les couches externes ne nous mettent sous les yeux qu'une ou deux assises de collenchyme. L'assise génératrice surnuméraire est formée, mais elle ne présente encore aucune différenciation en bois ou liber; est en contact, en beaucoup de points, avec la première assise des faisceaux libéro-ligneux. Les vaisseaux des faisceaux primaires sont à lumière plus large que ceux de l'air normal, mais à parois moins épaisses et ne se colorant qu'à peine en présence du vert d'iode.

Le nombre des vaisseaux est également moindre. L'écorce et la moelle sont lacuneuses.

En résumé, nous voyons que dans l'air sec :

Les pousses sont moins développées en hauteur, et présentent :

Des entre-nœuds plus courts ;

Une rigidité plus grande ;

Des feuilles de dimensions plus réduites et de coloration plus intense.

Qu'en outre, ce milieu a :

Provoqué la chute des feuilles ;

Accentué le développement des éléments de soutien ;

Aplati les cellules de l'écorce par un plus grand développement des éléments situés à l'intérieur de l'arc scléreux :

Provoqué une apparition plus précoce de l'assise génératrice surnuméraire et une activité plus grande dans son fonctionnement ;

Déterminé une production plus nombreuse des vaisseaux de bois ;

Et rendu plus homogène l'écorce et la moelle en faisant disparaître les méats qui existent normalement entre leurs cellules.

L'air humide, au contraire, a :

Exagéré les dimensions de la pousse dans le sens de la longueur ;

Diminué sa rigidité ;

Amené une réduction considérable du nombre des entre-nœuds, tout en augmentant la longueur de ceux qui existent ;

Augmenté la surface des éléments foliaires, tout en diminuant l'intensité de leur coloration.

D'autre part, ce milieu a :

Développé des lacunes dans l'écorce et dans la moelle ;

Amené un retard considérable dans la différenciation de tous les tissus de soutien et de conduction ;

Diminué le nombre des vaisseaux du bois ;

Empêché, jusqu'au moment où l'expérience a pris fin, la formation du sclérenchyme.

OLÉACÉES

Syringa vulgaris.

Un certain nombre de germinations, obtenues par le procédé des sélections successives, ont été mises en expérience le 15 mai et furent recueillies le 23 juillet. Elles présentaient à ce moment :

12 feuilles dans les échantillons élevés dans l'air sec ;

10 feuilles dans les plantes normales ;

10 feuilles aussi à celles qui se sont développées dans l'air humide.

L'axe hypocotylé, plus long dans ces derniers que dans l'air normal, a ses dimensions très réduites pour les plantes qui ont évolué dans l'air desséché.

Les feuilles, très vertes dans ce milieu, sont plus épaisses et plus petites que les feuilles normales ; c'est l'inverse qui a lieu pour celles de l'air humide qui, avec une couleur pâle et une épaisseur très faible, présentent des dimensions presque doubles de la normale.

MORPHOLOGIE INTERNE

a. *Air normal.* — L'épiderme, à cuticule assez épaisse, surmonte quatre assises de liège, auxquelles font suite dix assises d'écorce dont toutes les cellules sont cloisonnées radialement. Quelques fibres péricycliques sont sclérifiées et surmontent un anneau libérien complet. L'anneau ligneux montre peu de vaisseaux ; l'extrémité des faisceaux vient finir dans la moelle dont le diamètre est faible et dont toutes les cellules sont parenchymateuses.

b. *Air sec.* — L'épiderme n'existe plus que par places, il a été exfolié par les productions subéro-phellodermiques qui acquièrent une très grande importance ici. Les cellules de

l'écorce, qui viennent ensuite, sont très serrées les unes contre les autres, petites et aplaties tangentiellement ; on y distingue encore quelques cloisonnements, mais très rares.

Le liber, dont les cellules sont écrasées, présente ici un nombre d'assises notablement plus grand que dans le milieu précédent ; il est surmonté par des formations scléreuses beaucoup plus accusées que dans l'air normal.

Quant à l'anneau de bois, son rayon est plus important : il contient plus de vaisseaux que dans l'air normal ; de plus, ces derniers nous montrent à la fois une lumière plus large et une lignification plus accentuée ; ce dernier caractère appartient également à toutes les cellules formant trait d'union entre les vaisseaux.

La moelle est lignifiée ou commence à se lignifier, dans la région périmédullaire.

c. *Air humide.* — Le liège, dans ces échantillons comme dans ceux qui proviennent de l'air normal, n'a pas exfolié l'épiderme, dont la cuticule est moins épaisse ; son importance y est moindre. L'écorce proprement dite, que nous trouvons ensuite, a de grands éléments à parois minces, laissant entre eux de larges méats. Ses cellules sont au début de la période de cloisonnement, on n'en aperçoit encore que peu dans leur intérieur.

Nous ne trouvons pas trace, ici, de fibres péricycliques sclérifiées. Le liber à cellules aplaties n'a qu'une faible épaisseur, et l'anneau de bois, d'une largeur moindre que normalement, montre peu de vaisseaux et une faible lignification de ses éléments.

Les cellules de la moelle sont grandes, à parois très minces et toutes parenchymateuses.

Les dimensions des différents tissus sont consignées dans le tableau suivant ;

Différents tissus.	Air sec.	Air normal.	Air humide.
Écorce.....	2,7	2,9	3,1
Liège.....	0,9	0,7	0,5
Liber.....	0,9	0,5	0,3
Bois.....	20,0	14,0	11,0
Moelle.....	6,0	8,0	10,0

ZYGOPHYLLACÉES

Zygophyllum Fabago.

La durée de l'expérience a été pour ces plantes de deux mois et demi.

Les différences accusées lors de la végétation dans les milieux sec et humide sont très importantes par rapport au milieu normal. Tout d'abord la hauteur de la plante.

La pousse développée dans l'air normal mesure $15^{cm},7$.

La plante qui a évolué dans l'air sec a subi un arrêt notable de développement et n'a atteint que $13^{cm},1$.

Celle au contraire qui s'est développée dans l'air saturé d'humidité a exagéré sa hauteur et compte $17^{cm},7$.

La réduction que l'on constate chez les échantillons provenant de l'air sec et l'augmentation de ceux de l'air humide a porté sur la longueur des entre-nœuds dont le nombre est resté constant dans les trois milieux.

Le tableau suivant résume les différences existant d'un milieu à l'autre.

	Air sec.	Air normal.	Air humide.
Longueur du 1er entre-nœud.....	2,3	3,0	3,7
— 2e —	4,9	6,0	6,4
— 3e —	4,0	4,5	5,1
— 4e —	1,9	2,2	2,5

Tandis que les plantes du milieu sec présentent une grande rigidité dans toutes leurs parties, plus accusée que dans le milieu normal, celles du milieu humide sont souples, comme affaissées sur elles-mêmes, les feuilles sont molles au toucher et sont de moindre épaisseur que dan l'air sec

où elles sont dures, coriaces, très épaisses. Les feuilles de l'air sec ont réduit leurs dimensions, elles sont environ deux fois plus petites que celles de l'air normal, et cette réduction porte non seulement sur le limbe mais aussi sur le pétiole (fig. 13); pour les feuilles développées à l'air saturé

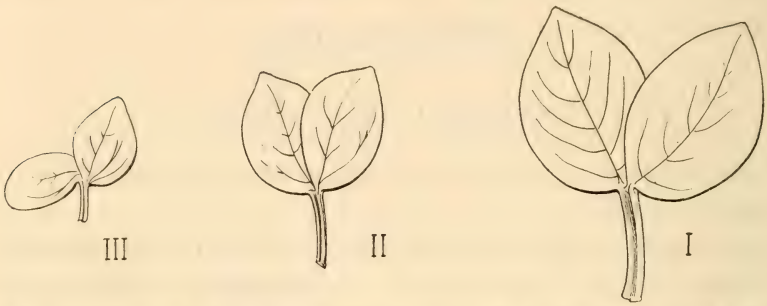


Fig. 15. — I, feuilles développées à l'air humide; II, feuilles développées à l'air normal; III, feuilles développées à l'air sec.

d'humidité, c'est l'inverse qui s'est produit, la surface foliaire a presque doublé (comme l'indique la figure A). On trouvera ci-dessous les dimensions comparées des pétioles exprimées en centimètres.

N°s d'ordre des feuilles.	Air sec.	Air normal.	Air humide.
1re feuille.....	1,8	2,3	3,2
2e —	1,7	2,0	3,3
3e —	1,2	1,7	2,2
4e —	0,9	1,5	2,0

Il n'y a pas ici de grande différence de coloration entre les feuilles développées à l'air sec et les feuilles normales, mais les éléments foliaires de l'air humide présentent une coloration plus pâle.

Notons encore dans les trois milieux un écart très marqué dans le développement de l'appareil radiculaire; tandis que dans les échantillons provenant de l'air sec il acquiert une importance beaucoup plus grande que dans les échantillons normaux, on le voit extrêmement réduit dans ceux qui ont poussé à l'air humide.

MORPHOLOGIE INTERNE

Les différences entre les trois milieux sont très nettement accusées dans cette espèce ; les coupes faites sur la tige, dans des entre-nœuds de même ordre, ont donné les résultats suivants :

Tige. — a. *Milieu normal.* — En considérant les différents tissus, de la périphérie vers le centre, nous trouvons d'abord un épiderme à grandes cellules offrant une cuticule très peu marquée.

Pas trace de collenchyme, mais de grandes cellules corticales à parois minces et laissant entre elles des méats. Au milieu de cette zone corticale et formant deux cercles concentriques, sont noyés de petits paquets de cellules sclérifiées, ces plages scléreuses comptent de huit à dix cellules.

On trouve ensuite de petits paquets de cellules libériennes séparées par de larges rayons médullaires. Ce liber primaire a ses cellules écrasées ; l'assise génératrice est très nette. Vient ensuite un anneau de bois dans lequel les vaisseaux peu nombreux sont unis par des cellules bien lignifiées.

La moelle est formée de grandes cellules à parois minces, non lignifiées et qui cèdent facilement sous le rasoir.

b. *Milieu sec.* — L'air sec a développé dans ces plantes quelques particularités intéressantes.

C'est tout d'abord une forte cuticule, épaisse, couronnant des cellules épidermiques aplaties dans le sens tangentiel.

Puis, sous l'épiderme, on trouve un liège bien développé avec trois ou quatre assises subéreuses.

Les cellules corticales qui viennent ensuite ont un diamètre plus petit que celles de l'écorce normale ; cela tient à ce que presque toutes se sont cloisonnées radialement pour donner naissance à de nouvelles cellules qui rendent ce tissu beaucoup plus homogène et qui, ou bien ont supprimé les méats ou bien les ont réduits à presque rien. On remarque encore ici et là quelques cellules primordiales, qui ne se

sont point encore cloisonnées et qui, par conséquent, ont gardé leurs dimensions primitives.

Dans ce tissu cortical, sont répartis sur trois rangées concentriques des paquets de fibres d'une importance plus grande que précédemment ; le nombre des cellules y est plus grand et la sclérification plus accentuée.

Le liber présente aussi un développement plus marqué que dans les échantillons normaux. Quant à l'anneau de bois il se signale par un rayon plus grand, par un nombre plus important de vaisseaux plus larges, unis par un tissu dans lequel la lignification est beaucoup plus affirmée.

La moelle, enfin, a épaissi les parois de ses cellules dans la zone périmédullaire et a commencé à lignifier plusieurs de ses éléments vers le centre des coupes.

c. *Milieu humide.* — Le milieu humide a agi sur les pousses qui s'y sont développées, juste en sens inverse de l'air sec par rapport à l'air normal. Ces pousses ont constamment un manque de différenciation en vue de la résistance.

La cuticule est moins marquée dans les cellules de l'épiderme que dans celles du même tissu normal ; il n'y a pas trace de collenchyme et les éléments corticaux, de grandes dimensions à parois très minces, sont séparés les uns des autres par de larges méats ; ceux-ci forment en certains endroits, entre les cellules de si larges espaces qu'on peut, sans hésitation, les appeler lacunes.

Les paquets de fibres que l'on rencontre dans l'écorce sont formés d'un nombre d'éléments moindre que celui des coupes faites dans la tige normale ; la sclérification y est beaucoup moins avancée et la lumière des cellules plus grande.

Le liber a moins d'importance et l'anneau de bois présente une notable réduction de son rayon.

Les vaisseaux sont également moins nombreux que normalement, on y remarque une lignification très peu avancée, incomplète en bien des points, et les dimensions des vaisseaux sont plus petites que dans l'air normal.

La moelle, très développée, est formée de grands éléments dans lesquels on n'aperçoit pas la moindre trace de lignification.

On se rendra compte de ces différences entre les proportions relatives des tissus dans les trois milieux en examinant le tableau ci-dessous et la figure 16.

Tissus considérés.	Air sec.	Air normal.	Air humide.
Liège	1,3	»	»
Écorce	2,5	3,7	4,1
Liber	1,7	0,7	0,5
Bois	3,6	2,5	2,2
Moelle	9,4	12,0	15,0
Diamètre	18,5	17,9	21,8

Pétiole. — Le pétiole, comme on peut le voir sur la figure 16, notablement renflé à sa partie inférieure, présente

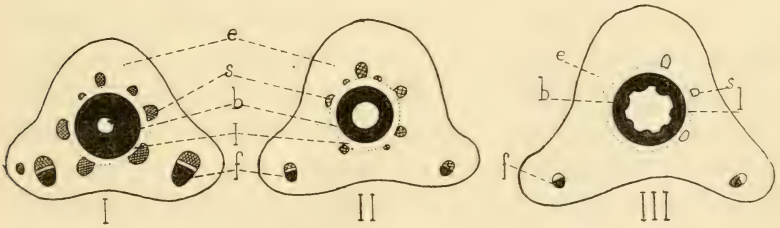


Fig. 16. — Coupe des pétioles des trois milieux. — I, pétiole de la feuille développée dans l'air desséché; II, pétiole de la feuille développée dans l'air normal; III, pétiole de la feuille développée dans l'air humide; *e*, écorce; *s*, sclérenchyme; *b*, bois; *l*, liber; *f*, faisceaux libéro-ligneux secondaires.

au contraire une gouttière à sa face supérieure, y établissant de chaque côté comme deux ailes assez largement étalées. Il en résulte qu'une coupe au milieu du pétiole nous montre une section triangulaire à angles fortement arrondis et dont les faces, surtout l'inférieure, sont creusées d'un sillon assez profond.

Au-dessous de l'épiderme, non lignifié, les coupes du pétiole normal nous offrent plusieurs assises corticales dont les cellules sont à parois minces, sauf l'assise sous-épidermique qui a épaissi les parois de ses éléments. A l'intérieur de ce parenchyme cellulosique, on voit, disposés sur un

cercle, huit paquets de fibres sclérifiées, dont cinq assez importants et trois très petits. Vient ensuite un anneau de liber de faible épaisseur auquel fait suite un anneau de bois avec un assez grand nombre de vaisseaux et dans lequel la lignification des parois cellulaires est bien marquée, aussi les formations secondaires y sont aussi très avancées.

A l'intérieur de cet anneau se trouve la moelle qui ne présente rien de particulier.

Signalons encore l'existence vers le milieu des deux ailes latérales, et, noyés dans le parenchyme cellulosique, de deux faisceaux libéro-ligneux au sommet desquels on aperçoit deux ou trois fibres sclérifiées.

Sur la coupe du pétiole développé dans l'air desséché, des différences notables sont à signaler.

Tout d'abord l'épiderme a des éléments constitutifs plus petits, et recouverts à leur partie supérieure par une cuticule assez épaisse.

Quatre à cinq assises hypodermiques lui font suite ; l'écorce interne qui vient après a des cellules plus petites que dans la coupe du pétiole normal.

L'anneau scléreux qui circonscrit le liber est beaucoup plus développé que précédemment ; on y distingue encore huits paquets de fibres, mais présentant des dimensions doubles ou triples des autres ; l'augmentation porte tout à la fois sur le nombre plus grand des fibres intéressées par la sclérification, et sur la sclérification elle-même, qui est ici beaucoup plus accentuée.

Le liber a sensiblement la même importance, mais il entoure un anneau de bois dont le rayon est plus grand que dans le pétiole normal. Les vaisseaux plus nombreux, à lumière un peu plus vaste, présentent, comme d'ailleurs le tissu qui les unit, une lignification bien plus marquée.

La plus grande importance de l'anneau ligneux a entraîné une réduction du diamètre de la moelle.

Quant aux faisceaux libéro-ligneux des ailes ils ont, eux aussi, des dimensions plus considérables, on y compte environ

deux fois plus de vaisseaux, et ils sont limités extérieurement par un arc scléreux très épais. Il existe même, dans les coupes, un petit vaisseau libéro-ligneux supplémentaire, présentant à sa partie supérieure des fibres très sclérifiées.

Ajoutons, pour finir, que si le rayon du bois est plus grand, celui de l'écorce est moindre, ainsi que celui de la moelle.

Les dimensions du pétiole développé dans l'air saturé d'humidité sont au contraire plus importantes. Mais cette augmentation porte principalement sur l'écorce et sur la moelle, tout l'appareil de soutien y est en effet excessivement réduit et l'on constate dans son développement un retard considérable.

Pas trace de collenchyme ni de cuticule dans l'écorce toute parenchymateuse et composée de grandes cellules lâchement unies entre elles.

Répartis au milieu d'elle, nous ne trouvons plus que trois paquets de fibres seulement, dans lesquels la sclérification est faible et dont les cellules prennent à peine la coloration verte en présence du réactif de la lignine.

Les deux faisceaux libéro-ligneux des ailes ont peu d'importance et ne sont pas limités dans leur partie supérieure par du sclérenchyme.

Comme pour les deux milieux précédents, un anneau de liber circonscrit les formations ligneuses, dans lesquelles on distingue fort bien encore les faisceaux primaires que séparent de larges rayons médullaires parenchymateux. Les formations secondaires sont peu marquées. La moelle a accru son diamètre et est composée de grandes cellules à parois très minces, entre lesquelles on aperçoit des méats nombreux.

Limbe. — L'étude de la tige et du pétiole nous a montré, comme influence de la sécheresse de l'air, une différenciation beaucoup plus avancée ; cette différenciation l'est encore bien davantage dans les feuilles qui se sont développées dans ce milieu. L'épaisseur du limbe, qui dans l'air

normal, atteint 24 divisions micrométriques, mesure dans l'air sec 35 divisions. Les nervures accusent le même état avancé de différenciation et les formations scléreuses et ligneuses y ont acquis un développement plus accentué que dans la normale. De plus, la structure du mésophylle est absolument homogène et constituée dans tout son ensemble, uniquement par du tissu palissadique, dont les éléments sont très allongés. Il n'y a plus trace de tissu lacuneux

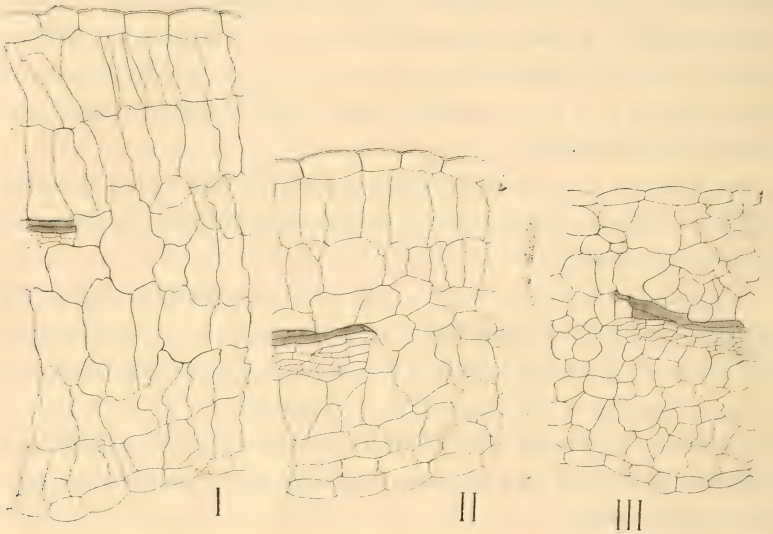


Fig. 17. — I, coupe de limbe de la feuille provenant de l'air desséché; II, coupe de limbe de la feuille provenant de l'air normal; III, coupe de limbe de la feuille provenant de l'air humide. On peut constater que dans la coupe I il n'existe que du tissu en palissade, alors qu'il n'y en a plus trace dans la coupe III où le parenchyme lacuneux est à peu près seul représenté.

comme on le voit sur la figure 17, et les lacunes aérifères situées entre les cellules palissadiques sont extrêmement réduites.

L'épiderme est en outre remarquable; non seulement les stomates, plus petits, sont beaucoup plus abondants, mais les dimensions des cellules sont notablement réduites, et leurs parois moins sinueuses que dans l'air normal.

L'air humide a agi d'une façon absolument opposée, il a accru les dimensions des cellules, réduit le nombre

des stomates et augmenté la sinuosité des parois cellulaires. Les lacunes y sont beaucoup plus développées et le tissu en palissade passablement réduit.

CONCLUSIONS GÉNÉRALES

Il résulte de tout ce qui précède que l'on peut tirer de l'ensemble de mes expériences les conclusions générales suivantes :

Tout d'abord *la végétation des plantes et leur structure sont tout à fait différentes suivant qu'elles ont poussé dans l'air sec, dans l'air normal ou dans l'air humide.*

Si nous examinons maintenant le détail des variations entraînées par les modifications de l'état hygrométrique de l'air, nous voyons que :

L'AIR SEC agit de la manière suivante :

1° Morphologie externe.

L'AIR SEC :

Restreint la croissance de la plante ; en même temps que celle-ci subit une réduction en hauteur, elle acquiert souvent un diamètre plus grand de ses différents organes (tige principale, branches, etc.), et en tout cas, leur résistance et leur rigidité sont *augmentées* ;

Diminue la longueur des entre-nœuds, mais en *augmente* souvent le nombre ;

Réduit également les dimensions des feuilles ; cette réduction ne porte pas seulement sur le limbe, mais elle intéresse aussi le pétiole et même les organes accessoires comme les gaines et les stipules ;

Augmente l'épaisseur des feuilles et *développe* toujours chez elles une coloration verte plus vive ; quand les cellules foliaires renferment des pigments colorés, ces derniers acquièrent une intensité de coloration plus grande que dans la feuille développée à l'air normal ;

Exagère à la surface de tous les organes les productions pilifères;

Détermine toujours un plus grand développement de l'appareil radiculaire, et dans le cas particulier des Légumineuses, tend à faire disparaître la production des nodosités répandues à la surface de cet appareil; il détermine aussi une chute précoce des feuilles et par suite des stipules;

Active notablement la floraison et la formation des fruits;

Augmente les glandes et les nectaires chez les plantes qui en possèdent.

2° **Morphologie interne.**

L'air sec :

Diminue le diamètre des cellules épidermiques;

Réduit les dimensions de l'écorce et de la moelle;

Augmente l'homogénéité de ces tissus dans la tige et dans les pétioles;

Exagère la production des canaux sécréteurs dans les plantes qui en possèdent et rend la sécrétion plus abondante;

Augmente la production des cellules à raphides;

Hâte la différenciation du sclérenchyme et *active* le fonctionnement des assises génératrices;

Rend plus précoce la formation et le développement du liège, par suite aussi l'exfoliation des tissus placés au dehors;

Produit un *plus grand développement du bois*, dont le nombre des vaisseaux *augmente* en même temps que leurs parois s'épaississent;

Augmente comme nous l'avons déjà dit, l'épaisseur des feuilles; cet épaississement est dû au développement que prend le tissu en palissade et qui compense et au delà la diminution simultanée du tissu lacuneux, dont les lacunes prennent, d'ailleurs, des dimensions plus réduites et sont

moins nombreuses ; il *augmente* dans ces organes la production des poils et des stomates ;

Enfin, il *diminue* la sinuosité des parois des cellules épidermiques dont il *réduit* les dimensions.

L'AIR HUMIDE agit d'une façon générale par rapport à l'air normal, en sens inverse de l'air sec.

1° **Morphologie externe.**

L'AIR HUMIDE :

Augmente la croissance en hauteur de la plante, mais il *diminue* sa résistance et sa rigidité ;

Augmente la longueur des entre-nœuds, mais en même temps il tend à *diminuer* leur nombre ;

Augmente les dimensions des feuilles et des stipules, mais il *diminue* l'épaisseur de ces organes, qui présentent une coloration verte bien moins vive que ceux des échantillons normaux, et quand les cellules foliaires renferment des pigments colorés, ces derniers sont moins abondants que dans les feuilles normales ;

Réduit à la surface de tous les organes les productions pilifères ;

Retarde la floraison et, par suite, l'apparition des fruits ;

Entraîne en outre un arrêt dans le développement de l'appareil radiculaire, et pour le cas particulier des Légumineuses, il favorise à la surface de cet appareil la production des nodosités, qui dépasse de beaucoup celle des cultures dans l'air normal.

2° **Morphologie interne.**

L'AIR HUMIDE :

Augmente les dimensions des cellules épidermiques ;

Exagère celles de l'écorce et de la moelle ;

Augmente les lacunes dans ces tissus, quand elles existent dans l'air normal, et en *développe* quand elles n'existent pas ;

Diminue la production des canaux sécréteurs dans les plantes qui en possèdent et rend la sécrétion *moins abondante*;

Retarde la différenciation du sclérenchyme et le fonctionnement des assises génératrices;

Retarde l'apparition et le développement du liège, et par suite l'exfoliation de l'écorce;

Occasionne un moins grand développement du bois, dont il *restreint* le nombre des vaisseaux en même temps qu'il *retarde* leur lignification;

Diminue l'épaisseur des feuilles; la réduction porte principalement sur le tissu en palissade dont les cellules sont moins allongées et dont le nombre des assises est souvent moindre; la réduction tient aussi à ce fait que dans le tissu lacuneux, plus développé, les dimensions des lacunes sont énormément augmentées, ce qui produit un tissu s'affaissant en quelque sorte sur lui-même;

Diminue à la surface de ces organes la production des poils et des stomates;

Enfin, il *augmente* la sinuosité des parois des cellules épidermiques dont il accroît singulièrement les dimensions.

EXPLICATION DE LA PLANCHE

Salix triandra.

Fig. 1. — Coupe d'une tige normale.
Fig. 2. — Coupe de la tige développée à l'air sec.
Fig. 3. — Coupe de la tige développée à l'air humide.

ep, épiderme à cuticule très mince dans 3, plus épaisse dans 1 et très exagérée dans 2.
lg, liège, uniquement développé dans la tige qui a poussé dans l'air sec.
col, collenchyme peu développé dans la tige normale, très accentué dans celle provenant de l'air sec.
fp, fibres péricycliques formant un anneau complet dans la coupe représentée figure 2.
lp, liber primaire.
ls, liber secondaire.
ag, assise génératrice.
b, bois.
sc, sclérenchyme.
m, moelle.

Aster sinensis.

Fig. 4. — Canal sécréteur de la plante développée à l'air sec.
Fig. 5. — Canal sécréteur de la plante normale.

Phaseolus vulgaris.

Fig. 6, 7 et 8 permettant de comparer les dimensions relatives de l'écorce, et l'importance de l'appareil de soutien, représenté ici par des fibres péricycliques et du collenchyme. L'appareil de soutien est à peu près nul dans la figure 6, qui représente la coupe de la tige développée dans un milieu saturé d'humidité, et plus accentué dans la figure 8, qui montre une coupe de tige normale ; il est plus accentué encore dans la figure 7, qui reproduit l'aspect de la coupe d'une tige ayant évolué dans l'air desséché.

SUR LES COLUMELLIACÉES

Par M. PH. VAN TIEGHEM.

Le genre Columellie (*Columellia*) a été créé par Ruiz et Pavon, en 1794, pour deux espèces ligneuses, à feuilles persistantes, opposées, velues, simples et sans stipules, découvertes au Pérou par eux et par Dombey en 1778 (1). D'abord classé par Kunth en 1817 dans les Scrofulariacées (2), il a été regardé par Don, dès 1828, comme le type d'une famille distincte, les Columelliées (3), famille admise aussitôt par Lindley sous le nom de Columelliacées (4) et adoptée par tous les botanistes qui ont suivi, à l'exception de Baillon, qui a incorporé ce genre, comme série distincte, il est vrai, à la famille des Gesnériacées (5).

Mais si l'on s'accorde sur son autonomie, on diffère beaucoup sur ses affinités et sur la place qu'il convient de lui attribuer dans la Classification. Don l'a rapprochée des Jasminées (1828), Endlicher des Ébénacées (1840), Lindley des Onagracées et en même temps des Vacciniées et des Rubiacées (1847), A.-P. de Candolle des Gesnériacées (1839), et cette dernière opinion a été adoptée par tous les botanistes qui ont suivi, notamment par Decaisne (1868), qui l'a rapprochée aussi des Rubiacées, par Bentham et Hooker (1876), qui l'ont

(1) Ruiz et Pavon, *Floræ peruvianæ et chilensis prodromus*, p. 3, pl. I, 1794.

(2) Kunth, *Nova genera et species plant. americ.*, II, p. 388, 1817.

(3) Don, Description of Columellia (*Edinburgh new phil. Journal*, 1829, p. 46).

(4) Lindley, *Introd. to the nat. System of Botany*, p. 222, 1830.

(5) Baillon, *Histoire des plantes*, X, p. 63, 1891.

comparée aussi aux Saxifragacées et aux Loganiacées, et plus récemment par M. Fritsch (1894) et par M. Engler (1897). En dernier lieu, M. Solereder (1899) lui a trouvé toutefois des rapports plus étroits avec les Saxifragacées qu'avec les Gesnériacées.

Tous reconnaissent néanmoins que cette famille n'est étroitement liée à aucune autre. « It is impossible to say where it really ought to stand », dit Lindley en 1847. « Ordo nulli arcte affinis », dit aussi Bentham en 1876. « Die Columelliaceen stellen sicher einen sehr alten, im System der jetzt lebenden Pflanzen isolierten Typus dar », dit encore M. Fritsch en 1894. A ce titre, elle mérite donc une attention particulière.

Mais il se pourrait que l'incertitude qui règne sur ce point au sujet de ces plantes vînt moins de leur nature propre que de l'état encore imparfait de nos connaissances. Il subsiste, en effet, des doutes sur la conformation de leur remarquable androcée. La structure de l'ovule y est tout à fait inconnue. On ignore complètement la structure du corps végétatif dans les espèces types primitives, et l'on n'en saurait absolument rien si, tout récemment, M. Solereder n'en avait signalé quelques points dans une espèce nouvellement décrite (1).

Avant de décider la question, il était donc nécessaire de combler ces diverses lacunes. C'est à quoi je me suis appliqué à l'aide des échantillons originaux que possède l'Herbier du Muséum. La présente Note résume les résultats de ce petit travail.

1. *Énumération des espèces.* — Ruiz et Pavon ont décrit du même coup, en 1798, deux espèces de ce genre : la C. obovale (*C. obovata*), qui est un arbuste à petites feuilles sessiles, concaves, portant sur chaque bord deux ou trois petites dents très espacées, à fleurs terminales solitaires, et la C. oblongue (*C. oblonga*), qui est un arbre à feuilles plus

(1) Solereder, *Syst. Anatomie des Dicotyledonen*, p. 675, 1899.

grandes, pétiolées, planes, portant vers l'extrémité quelques dents espacées, à fleurs groupées en cyme bipare terminale (1).

Plus tard, en 1817, Kunth en a décrit, d'après les notes de Bonpland, une troisième espèce, la C. soyeuse (*C. sericea*), récoltée en 1802 par ce botaniste au mont Tunguragua, dans l'Équateur (n° 3 204), et qui a été retrouvée depuis, en 1843, par Hartweg (n° 1 233) en Colombie (2).

C'est un arbre à fleurs groupées en cyme bipare, comme la seconde. Elle a été admise à la suite de deux autres, en 1839, par A.-P. de Candolle, qui a vu les échantillons de Bonpland (3). Mais plus tard, Bentham et Hooker, en 1873, et à leur exemple tous les botanistes récents, notamment Baillon en 1891 et M. Fritsch en 1894, l'ont identifiée avec la C. oblongue. C'est à tort, semble-t-il, car elle en est déjà bien distincte par ses feuilles à bord entier tout du long et non denté dans la région supérieure, et l'on verra plus loin qu'elle en diffère aussi par la structure de sa tige. L'erreur vient peut-être de ce que ces auteurs n'ont pas pu comparer les échantillons originaux, peut-être aussi de ce que la C. oblongue croît également dans l'Équateur. Un exemplaire de cette espèce, provenant de graines récoltées dans les hauteurs audessus de Quito par M. Jameson a été, en effet, cultivé à Kew, dans la serre tempérée, et y a fleuri pour la première fois en 1875; il a été aussitôt décrit et figuré par M. J. Hooker (4). Quoi qu'il en soit, la faute a été corrigée depuis, au moins implicitement, car, en 1895, l'Index de Kew reconnaît l'autonomie de la C. soyeuse (5).

A ces trois espèces anciennes, est venue récemment s'en ajouter une quatrième, récoltée en Bolivie en 1886 par M. Bang (n° 1172) et décrite en 1893 par M. Rusby sous le

(1) Ruiz et Pavon, *Flora peruviana et chilensis*, I, p. 28, pl. VIII, fig. *a*, et pl. XII, fig. *b*, 1798.
(2) Kunth, *loc. cit.*, p. 388, 1817.
(3) A.-P. de Candolle, *Prodromus*, VII, 2, p. 549, 1839.
(4) *Botanical Magazine*, CI, pl. 6183, 1875.
(5) *Index Kewensis*, p. 586, 1895.

nom de C. dentée (*C. serrata*) (1). Je n'ai pas encore pu l'étudier. Dans ce qui va suivre, je me bornerai donc à considérer les trois espèces primitives, qui sont les types du genre.

2. *Structure de la tige.* — La tige jeune a son épiderme très fortement cutinisé, muni de poils simples et unicellulaires, à membrane fortement épaissie. L'écorce renferme des mâcles sphériques d'oxalate de calcium et n'a de vraiment remarquable que son assise interne, qui est formée de grandes cellules à parois latérales lignifiées et constitue un endoderme très différencié. La stèle a son péricycle tout entier parenchymateux, son liber primaire et secondaire également parenchymateux, son bois primaire et secondaire normal, et sa moelle à membranes bientôt lignifiées, pourvue, comme l'écorce, de mâcles sphériques. Liber et bois secondaires sont munis de rayons unisériés.

De bonne heure prend naissance, dans l'assise externe du péricycle, un périderme remarquable. Le liège y est formé d'une alternance régulière d'assises de grandes cellules allongées suivant le rayon, à membrane subérisée, et d'assises de petites cellules plates à membrane cellulosique, qui plus tard s'épaissit et se lignifie. Il n'y a pas trace de phelloderme.

Une fois le périderme établi, et formé d'au moins deux assises, l'externe à cellules plates et l'interne à cellules carrées, bordée en dedans par l'assise génératrice, il se fait dans le péricycle sous-jacent un anneau fibreux continu et plus ou moins épais, contre le bord externe duquel le liège appuie désormais ses séries radiales. Plus tard, lorsque le liège a acquis environ six assises, trois de chaque sorte, son assise interne, à cellules plates, cesse de fonctionner; il ne s'épaissit pas davantage. Il se forme aussitôt un nouveau liège en dedans de l'anneau fibreux, aux dépens d'une assise génératrice appartenant soit encore au péricycle, soit déjà au liber. Ce second périderme se développe comme le premier et se

(1) Rusby, Enumeration of the plants collected in Bolivia by M. Bang (*Memoirs of the Torrey bot. Club*, III, p. 67, 1893).

réduit au liège, sans phelloderme. Pendant sa formation, il se différencie en dedans de lui un nouvel anneau fibreux, puis il cesse à son tour de s'épaissir, tandis qu'il se forme, en dedans du second anneau fibreux, une troisième couche de liège, qui se comporte comme les deux premières, et ainsi de suite. Par les progrès de l'âge, la tige acquiert de la sorte un rhytidome annulaire très remarquable.

A mesure qu'il s'épaissit, la zone interne de l'écorce, à l'exception de l'endoderme, se trouve progressivement résorbée, digérée, et il n'en subsiste que la zone externe, dont les membranes se lignifient et qui finit par s'exfolier. C'est là, comme on sait, un phénomène très fréquent, lorsque le périderme est péricyclique.

Partout essentiellement la même, la marche des choses subit néanmoins, suivant les espèces, quelques modifications secondaires. Ainsi, dans la C. soyeuse, l'anneau fibreux péricyclique se forme parfois avant l'apparition du liège, laissant subsister entre lui et l'endoderme une assise vivante, qui deviendra génératrice du périderme. Ainsi encore, dans la C. oblongue, l'anneau fibreux péricyclique subsiste et va s'épaississant pendant un temps assez long avant que le second liège n'apparaisse sur son bord interne. La tige de ces deux espèces offre donc de notables différences de structure, qui s'ajoutent aux différences de forme de la feuille pour les séparer, comme il a été annoncé plus haut.

Dans la Columellie dentée, seule espèce étudiée par lui, M. Solereder, après avoir indiqué la composition, d'ailleurs normale, du bois secondaire, a déjà remarqué l'origine profonde du liège, qu'il dit prendre naissance à la limite externe du liber « an der Aussengrenze des Bastes », ainsi que l'alternance des cellules allongées et aplaties radialement qui le constituent (1). Mais la présence d'un endoderme

(1) Solereder, *loc. cit.*, p. 675, 1899.

différencié, qui permet de fixer l'origine péricyclique du liège, ainsi que la production ultérieure du rhytidome par suite de la répétition centripète du liège, lui ont également échappé. Peut-être cette répétition est-elle tardive dans cette espèce, comme dans la C. oblongue.

3. *Structure de la feuille.* — Les feuilles sont, comme on sait, persistantes, opposées, simples, sans stipules et plus ou moins velues. Chacune d'elles reçoit de la stèle de la tige une seule méristèle, qui la parcourt en forme d'arc suivant la ligne médiane, en formant latéralement des méristèles secondaires pennées.

L'épiderme du limbe est fortement cutinisé et muni de poils couchés, semblables à ceux de la tige, qui tombent sur la face supérieure, où la trace de leur insertion demeure visible, et persistent sur la face inférieure. Les stomates sont localisés sur la face inférieure et dépourvus de cellules annexes. L'écorce différencie son assise externe, sur la face supérieure, en un exoderme très net, à cellules plates, plus grandes que celles de l'épiderme. C'est donc sa seconde assise qui devient palissadique; il y a deux ou trois rangs de palissades et le reste de l'épaisseur n'est que faiblement lacuneux. La méristèle médiane est pourvue d'un arc fibreux sur sa face inférieure et il en est de même des principales méristèles latérales.

Dans la C. dentée, M. Solereder a observé aussi, à la surface supérieure du limbe foliaire, un exoderme à cellules plates. C'est donc, là encore, une propriété commune au genre tout entier.

4. *Organisation florale.* — L'inflorescence est toujours terminale, solitaire dans la C. obovale, groupée en cyme bipare dans la C. oblongue et la C. soyeuse. Dans les deux cas, le pédoncule floral offre la même structure que la branche qu'il termine, à deux différences près. D'abord, il s'y forme de bonne heure, en contact immédiat avec l'endoderme, un anneau fibreux péricyclique complet. Ensuite, il ne s'y produit pas de périderme, ni par conséquent de rhytidome.

La fleur a un calice de cinq sépales égaux et libres, et une corolle de cinq pétales alternes, égaux et concrescents en un tube court dans leur région inférieure.

L'androcée se compose sans doute typiquement d'un verticille de cinq étamines alternes aux pétales; mais les deux étamines superposées aux deux sépales latéraux se développent seules; les trois autres, savoir la médiane postérieure et les deux antérieures, avortent complètement. L'étamine a un filet gros et court, qui est concrescent au tube de la corolle, et une large anthère qui porte en dehors deux paires de longs sacs polliniques, reployées chacune deux fois en forme d'N, comme dans les Cucurbitacées.

Cette conformation de l'androcée, qui est certainement le caractère le plus original de ces plantes, a donné lieu à des interprétations diverses. La section transversale d'une pareille anthère comprenant six paires de sacs polliniques, Endlicher d'abord (1840) et plus tard Lindley (1847) ont regardé chaque étamine comme formée d'une phalange de trois étamines concrescentes, opinion combattue plus tard par Bentham et Hooker (1876). M. Fritsch ne l'admet pas non plus (1894), mais regarde pourtant comme très plausible que chacune d'elles résulte de la fusion de deux étamines latérales, la cinquième et médiane ayant seule avorté; il croit que la question ne peut être définitivement résolue que par l'étude du développement (1). S'il en était vraiment ainsi, ces plantes n'étant pas cultivées dans les serres, il faudrait attendre bien longtemps. Il y a heureusement une manière beaucoup plus simple de décider la chose. La série des coupes transversales du filet et de l'anthère montre, en effet, que l'étamine ne possède tout du long qu'une seule méristèle médiane, élargie tangentiellement. Elle est donc bien simple, et non triple ou double, formée d'une seule feuille différenciée, et non de trois ou de deux feuilles concrescentes.

(1) Fritsch, dans Engler et Prantl, *Natürl. Pflanzenfam.*, IV, 3 *b*, p. 187, 1894.

Le pistil se compose de deux carpelles antéropostérieurs, fermés et concrescents en un ovaire biloculaire, surmonté d'un style à stigmate bilobé. Il est concrescent en dehors avec les trois verticilles externes dans presque toute la longueur de l'ovaire, rendu ainsi infère. La fermeture des carpelles a lieu par concrescence des bords dans la région inférieure, où la cloison est continue, par simple rapprochement et contact des bords dans la région moyenne, où la cloison est entrecoupée par les deux épidermes accolés; dans la région supérieure, les bords s'écartent quelque peu, et l'ovaire tend à devenir uniloculaire. Qu'ils soient concrescents, soudés ou libres, les bords carpellaires portent tout du long, et sur plusieurs rangées, un grand nombre d'ovules réfléchis. L'ovule est formé d'un seul tégument épais, dont l'épiderme interne allonge fortement ses cellules suivant le rayon, et d'un nucelle très étroit, dont la paroi externe est complètement résorbée avant la formation de l'œuf, ne laissant subsister, à sa base même, qu'une petite hypostase. Accolé directement à l'épiderme interne et profondément différencié du tégument, le prothalle femelle a sa membrane externe assez fortement lignifiée. En un mot, l'ovule est transpariété unitegminé.

Ainsi conformée, actinomorphe pour le calice, la corolle et le pistil, mais fortement zygomorphe pour l'androcée, la fleur de ces plantes n'a dans sa totalité qu'un seul plan de symétrie; elle est donc zygomorphe dans son ensemble.

5. *Fruit et graine.* — Couronné par le calice persistant, le fruit est, comme on sait, une capsule. Par une fente au milieu de la cloison, elle se partage d'abord tout du long en deux pièces antéropostérieures, offrant chacune en dedans et en haut une petite fente, provenant, comme il a été dit plus haut, de l'écartement des deux moitiés de la cloison dans la région supérieure de l'ovaire. Puis, chaque carpelle ainsi séparé se fend suivant sa ligne dorsale, mais seulement dans sa courte extrémité libre, prolongeant ainsi l'ouverture interne assez pour permettre aux graines de

s'échapper. En un mot, la capsule est à la fois septicide tout du long et loculicide dans son dôme supérieur libre.

La graine a un tégument lisse, un petit embryon et un albumen charnu.

6. *Conclusion. — Place des Columelliacées dans la Classification.* — L'ensemble de ces caractères permet de fixer avec un peu plus de précision qu'il n'a été fait jusqu'ici les affinités des Columelliacées et la place qu'il convient de leur attribuer dans la Classification.

L'ovule y étant transpariété unitegminé, c'est à l'ordre des Transpariétées unitegminées, ou Solaninées, qu'elles appartiennent (1), ce qui les éloigne déjà des Diospyracées ou Ébénacées, qui sont, comme on sait, des Transpariétées bitegminées ou Primulinées (2), ainsi que des Onagracées et des Saxifragacées vraies, qui sont des Perpariétées bitegminées ou Renonculinées (3).

Cet ordre des Solaninées est très vaste et comprend, comme on sait, six alliances. C'est dans l'alliance caractérisée par une corolle gamopétale et par un ovaire infère, c'est-à-dire dans les Rubiales, que se rangent les Columelliacées (4). Les étamines y étant, en outre, concrescentes à la corolle, c'est quelque part dans le voisinage des Rubiacées qu'on les classera, c'est-à-dire à l'une des places que leur assignaient avec doute Lindley dès 1847 et Decaisne en 1868.

Elles diffèrent toutefois profondément des Rubiacées et de toutes les familles voisines par une foule de caractères, notamment par l'absence de stipules, par la remarquable structure de la tige, par la zygomorphie de la fleur et la singulière conformation de l'androcée, par la nature du fruit, etc., tous caractères qui lui assurent dans cette alliance une place à part.

(1) Ph. van Tieghem, *L'œuf des plantes considéré comme base de leur Classification* (Ann. des Sc. nat., 8e série, Bot., XIV, p. 343, 1901).
(2) *Loc. cit.*, p. 359.
(3) *Loc. cit.*, p. 340.
(4) *Loc. cit.*, p. 350.

Dans le Mémoire d'ensemble cité plus haut, n'ayant pas encore fait alors de ces plantes une étude particulière, m'étant borné à constater que l'ovule y est transpariété unitegminé, je me suis rattaché à l'opinion la plus généralement admise en les classant à côté des Gesnériacées dans l'alliance des Solanales (1). Il y a donc lieu maintenant de les déplacer un peu à l'intérieur du même ordre. Mais dans cette nouvelle situation comme dans l'ancienne, et bien qu'à présent mieux connues, les Collumelliacées demeurent une famille très isolée et c'est, à mon avis, ce qui leur donne, au point de vue de la Science générale, un très grand intérêt.

(1) *Loc. cit.*, p. 349.

MASSON ET Cie, ÉDITEURS

LIBRAIRES DE L'ACADÉMIE DE MÉDECINE — 120, BOULEVARD SAINT-GERMAIN, PARIS (VIe).

GUIDES DU TOURISTE, DU NATURALISTE & DE L'ARCHÉOLOGUE

Publiés sous la direction de M. Marcellin BOULE

Vient de paraître :

LA SAVOIE

PAR MM.

J. RÉVIL
PRÉSIDENT DE LA SOCIÉTÉ D'HISTOIRE NATURELLE DE LA SAVOIE

J. CORCELLE
AGRÉGÉ DE L'UNIVERSITÉ

VOLUMES PUBLIÉS

Le Cantal, par M. BOULE, docteur ès sciences, et L. FARGES, archiviste-paléographe.

La Lozère, par E. CORD, ingénieur-agronome. G. CORD, docteur en droit, avec la collaboration de M. A. VIRÉ, docteur ès sciences.

Le Puy-de-Dôme et Vichy, par M. BOULE, docteur ès sciences, Ph. GLANGEAUD, maître de conférences à l'Université de Clermont, G. ROUCHON, archiviste du Puy-de-Dôme, A. VERNIÈRE, ancien président de l'Académie de Clermont.

La Haute-Savoie, par MARC LE ROUX, conservateur du Musée d'Annecy.

Chaque volume in-16, relié toile anglaise avec figures et cartes en couleurs.
Prix..... 4 fr. 50

En préparation :

Le Velay ; les Alpes du Dauphiné

TABLE DES MATIÈRES

CONTENUES DANS CE CAHIER

Nouvelles observations sur les Ochnacées, par M. Ph. Van Tieghem 1

Influence de l'air sec et de l'air humide sur la forme et la structure des végétaux, par M. Ph. Eberhardt 61

Sur les Columelliacées, par M. Ph. Van Tieghem 155

TABLE DES PLANCHES ET DES FIGURES DANS LE TEXTE

CONTENUES DANS CE CAHIER

Planche I. — Influence de l'air sec et de l'air humide sur la structure des plantes.

Figures dans le texte 1 à 17. — Influence de l'air sec et de l'air humide sur la forme et la structure des plantes.

5974-99 — Corbeil. Imprimerie Ed. Crété.

ANNALES

DES

SCIENCES NATURELLES

HUITIÈME SÉRIE

BOTANIQUE

COMPRENANT

L'ANATOMIE, LA PHYSIOLOGIE ET LA CLASSIFICATION DES VÉGÉTAUX VIVANTS ET FOSSILES

PUBLIÉE SOUS LA DIRECTION DE

M. PH. VAN TIEGHEM

TOME XVIII. — Nos 4 à 6.

PARIS

MASSON ET Cie, ÉDITEURS

LIBRAIRES DE L'ACADÉMIE DE MÉDECINE

120, Boulevard Saint-Germain

1903

PARIS, 30 FR. — DÉPARTEMENTS ET ÉTRANGER, 32 FR.

Ce cahier a été publié en Janvier 1904.

Conditions de la publication des Annales des sciences naturelles

HUITIÈME SÉRIE

BOTANIQUE

Publiée sous la direction de M. Ph. Van Tieghem.

L'abonnement est fait pour 2 volumes, chacun d'environ 400 pages, avec les planches et les figures dans le texte correspondant aux mémoires.

Ces volumes paraissent en plusieurs fascicules dans l'intervalle d'une année.

Les tomes I à XVIII sont complets.

ZOOLOGIE

Publiée sous la direction de M. Edmond Perrier.

L'abonnement est fait pour 2 volumes, chacun d'environ 400 pages, avec les planches correspondant aux mémoires.

Ces volumes paraissent en plusieurs fascicules dans l'intervalle d'une année.

Les tomes I à XVIII sont complets.

Prix de l'abonnement à 2 volumes :

Paris : 30 francs. — Départements et Union postale : 32 francs.

ANNALES DES SCIENCES GÉOLOGIQUES

Dirigées, pour la partie géologique, par M. Hébert, et pour la partie paléontologique, par M. A. Milne-Edwards.

Tomes I à XXII (1879 à 1891). Chaque volume ..... 15 fr.

Cette publication est désormais confondue avec celle des *Annales des Sciences naturelles.*

Prix des collections.

Première série (Zoologie et Botanique réunies), 30 vol.		(*Rare*
Deuxième série (1834-1843).	Chaque partie 20 vol.	250 fr.
Troisième série (1844-1853).	Chaque partie 20 vol.	250 fr.
Quatrième série (1854-1863).	Chaque partie 20 vol.	250 fr.
Cinquième série (1864-1874).	Chaque partie 20 vol.	250 fr.
Sixième série (1875 à 1884).	Chaque partie 20 vol.	250 fr.
Septième série (1885 à 1894).	Chaque partie 20 vol.	300 fr.
Géologie, 22 volumes.		330 fr.

RECHERCHES

SUR LE

MODE DE FORMATION DES TUBES CRIBLÉS

DANS LA RACINE

DES CRYPTOGAMES VASCULAIRES ET DES GYMNOSPERMES

PAR

M. G. CHAUVEAUD

LIBRARY

Il y a une dizaine d'années environ nous avons entrepris des recherches relatives au mode de formation des premiers tubes criblés de la racine, dans les différents groupes de plantes vasculaires. Depuis lors, nous avons fait connaître ce mode de formation, chez les Monocotylédones (1), ensuite chez les Dicotylédones (2), puis par diverses notes qui seront ultérieurement indiquées, certains des résultats obtenus chez les Cryptogames vasculaires et chez les Gymnospermes, auxquelles le présent mémoire est consacré.

Dans ce travail, nous exposerons nos recherches, d'abord sur les Cryptogames vasculaires, ensuite sur les Gymnospermes, qui formeront un chapitre à part, et comme un quatrième mémoire. En effet, étant données, d'une part, les ressemblances nombreuses offertes par le développement des premiers tubes criblés, chez les Monocotylédones et chez les Dicotylédones, et, d'autre part, les différences assez grandes que présente ce développement chez les Cryptogames vasculaires et chez les Gymnospermes, il serait plus

(1) *Recherches sur le mode de formation des tubes criblés dans la racine des Monocotylédones* (Ann. des Sc. nat., 8e série, t. IV).

(2) *Recherches sur le mode de formation des tubes criblés dans la racine de Dicotylédones* (Ann. des Sc. nat., 8e série, t. XII).

logique de réunir, dans un même mémoire, l'histoire de ce développement relative aux Monocotylédones et aux Dicotylédones et de la séparer pour les Cryptogames vasculaires et pour les Gymnospermes.

Cryptogames vasculaires.

Le développement des premiers tubes criblés n'a donné lieu jusqu'ici à aucune publication spéciale, pour la racine des Cryptogames vasculaires, comme pour la racine des Phanérogames. D'ailleurs, avant nos recherches, on n'accordait aucune importance particulière, aux tubes criblés qui se montrent les premiers, dans la racine, et l'on était habitué à ranger, dans une seule catégorie, tous les tubes criblés, quel que soit l'ordre de leur formation. En ce qui concerne le développement de la racine des Cryptogames vasculaires, il existe, au contraire, des travaux nombreux qui nous ont fait connaître comment les principales régions, dont se compose cette racine, tirent leur origine d'une cellule initiale de forme le plus souvent tétraédrique. Parmi ces travaux, il convient de signaler, en premier lieu, les mémoires si considérables où mon éminent maître a exposé, d'une part, la structure de la racine adulte (1), et d'autre part, l'origine de cette racine et des racines latérales (2).

Des nombreux résultats obtenus par M. Van Tieghem, il en est un, relatif à la séparation de l'écorce et de la stèle, qui contredit la manière de voir de tous les auteurs précédents. Pour ces auteurs, c'est la cloison de séparation entre l'écorce et la stèle qui apparaît la première. Pour M. Van Tieghem, au contraire, cette cloison n'est primitive que dans un certain nombre de plantes qui, précisément, n'ont pas été étudiées par les auteurs précédents ; tandis que dans la plupart des cas, elle n'apparaît qu'après la formation de

(1) Ph. Van Tieghem, *Recherches sur la symétrie de structure des plantes vasculaires* (Ann. des Sc. nat., 5e série, t. XIII).

(2) Ph. Van Tieghem et Douliot, *Recherches comparatives sur l'origine des membres endogènes dans les plantes vasculaires* (Ann. des Sc. nat., 7e série, t. VIII).

la cloison médio-corticale qui sépare l'écorce externe du reste de la stèle (1). Or, cette opinion de M. Van Tieghem se trouve confirmée, ainsi qu'on le verra plus loin, sur toutes les Fougères dont nous avons suivi le développement.

Dans ces divers travaux, on ne se proposait pas l'étude détaillée des différents tissus et en particulier celle du tissu criblé. Toutefois il y a certaines recherches, portant sur un plus petit nombre de types, dans lesquelles les auteurs ont suivi le développement jusqu'à la transformation complète des tissus de la racine. Parmi ces recherches, il faut mentionner surtout celles de Nägeli et Leitgeb (2) d'une part, et celles de Russow (3) d'autre part. Presque tous les exemples qui ont été étudiés ainsi complètement, dans le détail de leurs tissus, ne possèdent qu'un petit nombre de cellules dans une stèle de taille réduite. En particulier, dans ces exemples, les premiers tubes criblés occupent une place prépondérante, en raison du petit nombre des autres tubes criblés qui leur font suite ; aussi se trouvent-ils signalés dans les descriptions dont nous parlons.

C'est exactement ce qui s'est passé, parmi les Monocotylédones et les Dicotylédones, pour quelques plantes aquatiques notamment où la stèle se trouve réduite à un petit nombre de cellules. Dans ces plantes, les premiers tubes criblés sont persistants et souvent persistent, sans addition de tubes criblés nouveaux ; aussi ces premiers tubes criblés avaient-ils été décrits par les auteurs.

Mais, même dans les cas particuliers où les premiers tubes criblés ont été étudiés, leur origine n'a pas été établie exactement, ainsi que nous l'avons indiqué déjà dans une note préliminaire à propos des Fougères (4).

(1) Ph. Van Tieghem, *Sur la limite du cylindre central dans les Cryptogames vasculaires* (Journ. de Bot., t. II, p. 369, 1888).

(2) Nägeli et Leitgeb, *Entstehung und Wachsthum der Wurzeln* (Nägeli's Beiträge, 1868).

(3) Ed. Russow, *Vergleichende Untersuchungen* (Mém. de l'Acad. Imp. des Sc. de Saint-Pétersbourg, sér. 7, vol. XIX, 1872).

(4) G. Chauveaud, *De la formation du péricycle dans les Fougères* (Bull. du Mus. d'Hist. nat., 1901, p. 277.)

Afin de préciser complètement leur origine, nous décrirons en détail le développement complet de la racine, à partir de la cellule initiale. Cela nous permettra, en outre, de donner aux différents secteurs, issus de cette initiale, une interprétation en rapport avec leur destinée. Nous verrons que, dès le début, chaque secteur aura pour nous une signification particulière, en même temps que nous lui accorderons une autonomie qu'il conserve pendant toute la durée de la racine. Nous allons prendre pour type, dans le grand groupe des Filicinées, un exemple que nous suivrons, pas à pas, dans toutes les phases de son développement et nous emprunterons ensuite, aux grandes familles de cette classe, un ou plusieurs autres exemples que nous étudierons surtout au point de vue spécial qui nous occupe ici.

Filicinées.

Lygodium scandens (fig. 1 à 6, pl. II). — Dans la racine de cette plante, le segment détaché, sur la face externe de la cellule tétraédrique initiale, ne se dédouble qu'une seule fois parallèlement à cette face. De plus, il s'exfolie ensuite assez rapidement, de telle sorte que l'on ne trouve que deux de ces segments dédoublés, coexistant à l'extrémité de cette racine, pour former la coiffe, qui est parmi les plus minces que l'on rencontre dans le groupe des Fougères.

Chacun des segments, détachés parallèlement aux trois faces internes de la cellule initiale, se divise de son côté, tout d'abord, par une cloison tangentielle médio-corticale en une portion externe et une portion interne. La portion externe correspond à l'écorce externe et se divise d'ordinaire, par des cloisons radiales et tangentielles, de façon à acquérir une épaisseur de quatre assises cellulaires. La portion interne produit l'écorce interne et la stèle, de la manière suivante : chaque portion interne se divise, par une cloison presque radiale (F, fig. 1), en deux cellules inégales, ce qui donne pour l'ensemble, considéré sur des

coupes transversales, six secteurs dont trois grands (S_1, S_2, S_3), réunis au centre, alternent régulièrement avec trois petits (s_1, s_2, s_3), qui arrivent seulement à une certaine distance du centre. Chacun des six secteurs ainsi produits va se subdiviser dans la suite un assez grand nombre de fois, mais pendant toute la durée de la racine il conserve une certaine autonomie. C'est seulement dans la région voisine du centre que sa limite sera plus tard moins facile à distinguer; cependant la chose est toujours possible, surtout quand on a suivi le développement dans toutes ses phases. Il en résulte que l'on peut regarder tous les éléments fournis par un secteur comme plus étroitement liés entre eux qu'ils ne le sont avec les éléments appartenant aux autres secteurs.

Dans chacun des six secteurs, il se fait une première cloison tangentielle (I, fig. 1) qui les divise en une portion interne, correspondant à la stèle, et une portion externe représentant l'écorce interne. Ainsi on le voit, conformément à l'opinion de M. Van Tieghem, la séparation de l'écorce et de la stèle se fait après la séparation de l'écorce externe, et même, après la formation des six secteurs par les cloisons radiales (F, fig. 1). Ensuite, une autre cloison tangentielle (2, fig. 1) apparaît, en dehors de la précédente, subdivisant l'écorce interne en deux assises qui sont l'endoderme (E, fig. 3) et l'assise sus-endodermique (E', fig. 3). Ces deux assises demeurent indéfiniment simples et ne prennent aucune cloison radiale; aussi trouve-t-on toujours, en coupe transversale, six cellules endodermiques et six cellules sus-endodermiques. Ces cellules exactement superposées indiquent, pendant toute la durée de la racine, la limite externe des six secteurs primitifs.

Une seconde cloison tangentielle (II, fig. 1) se fait en dedans de la première et détache, sous l'endoderme, l'assise que l'on considérait comme le péricycle, mais qui comprend en outre les premiers tubes criblés et que pour cette raison nous appellerons région périphérique. Enfin, une autre

cloison tangentielle (III, fig. 1) se forme en dedans de la précédente et donne une région moyenne et une région centrale. Mais cette cloison ne se montre d'abord que dans les trois grands secteurs (fig. 2), tandis que les précédentes cloisons s'établissaient également dans les six secteurs.

Ensuite la région périphérique se partage, dans chaque secteur, par une cloison radiale (p, fig. 2), en deux cellules égales donnant ainsi douze cellules périphériques.

A partir de ce moment, la symétrie cesse par rapport à l'axe de la racine et l'on doit considérer en particulier chaque secteur. L'un des petits secteurs (s_1, fig. 3) acquiert une troisième cloison tangentielle (III, fig. 3), qui dédouble sa région interne en région moyenne et région centrale. Le plan qui passe par le milieu de ce petit secteur (s_1) et par le milieu du grand qui lui est opposé (S_3) est un plan de symétrie de la racine. Toutefois cette symétrie n'est pas complète, car les deux moitiés ne sont pas superposables, le grand et le petit secteur étant disposés en ordre inverse de part et d'autre de ce plan de symétrie.

C'est maintenant que va se produire le cloisonnement qui doit donner naissance à la cellule mère des premiers tubes criblés. Une des cellules de l'assise périphérique grossit plus que les autres cellules de la même assise et se divise par une cloison tangentielle (c, fig. 3) en deux cellules filles (m, N), de taille à peu près égale au début, superposées l'une à l'autre. Si ce dédoublement tangentiel se fait dans le grand secteur (S_1) situé d'un côté du plan de symétrie que nous venons d'indiquer, le même dédoublement se fait dans le petit secteur (s_2) situé de l'autre côté de ce plan, et sa disposition est telle, que les deux cellules qui en sont le siège se trouvent diamétralement opposées l'une à l'autre. Si l'une est contiguë au bord inférieur (H) du grand secteur d'un côté, par exemple, l'autre sera contiguë au bord supérieur (H') du petit secteur de l'autre côté. Ces deux bords se trouvent d'ailleurs dans le prolongement l'un de l'autre, et forment ensemble une ligne brisée (HH'), que l'on peut

considérer comme correspondant à un diamètre de la stèle. Si l'on place la coupe de façon que ce diamètre (HH') soit horizontal, l'une des cellules mères sera au-dessus de ce diamètre, tandis que l'autre se trouvera au-dessous. Par exemple, la cellule-mère située à gauche (m', fig. 3) sera au-dessus de ce diamètre et appartiendra à un grand secteur, tandis que la cellule mère de droite (m, fig. 3) sera au-dessous du même diamètre et appartiendra à un petit secteur.

Désormais, pour distinguer commodément les différents secteurs de la racine, il nous suffira d'orienter toujours les coupes de cette manière. Les trois secteurs situés au-dessus du diamètre horizontal ainsi défini, seront, de gauche à droite : le secteur supérieur gauche (S_1), le secteur supérieur médian (s_1) et le secteur supérieur droit (S_2). De même les trois autres secteurs situés au-dessous seront : le secteur inférieur gauche (s_3), le secteur inférieur médian (S_3) et le secteur inférieur droit (s_2). On peut encore arriver à une précision plus grande et plus concise en orientant les coupes non seulement de manière que le diamètre (H H') contigu aux deux cellules mères (m, m') des premiers tubes criblés soit horizontal, mais encore que la cellule mère m' appartenant au grand secteur (S_1) soit placée à gauche et au-dessus du diamètre horizontal. On aura alors simplement : le petit secteur gauche (s_3), le grand secteur gauche (S_1), puis le petit secteur droit (s_2), le grand secteur droit (S_2), le secteur inférieur et le secteur supérieur, ou, ce qui revient au même, le grand secteur médian (S_3) et le petit secteur médian (s_1). En anticipant sur le développement, nous devons dès maintenant faire remarquer que les deux secteurs, qui dans cette orientation, deviennent les secteurs médians, transformant leurs régions moyenne et centrale en vaisseaux ligneux, nous pouvons déjà les appeler secteurs ligneux; et nous dirons : le secteur ligneux inférieur ou grand secteur ligneux (S_3), le secteur ligneux supérieur ou petit secteur ligneux (s_1). Comme,

d'autre part, les deux faisceaux libériens sont produits entièrement : le faisceau libérien gauche par le grand et le petit secteur gauche (S_1, s_3), le faisceau libérien droit par le grand et le petit secteur droit (S_2, s_2), nous appellerons secteurs libériens ces quatre secteurs latéraux. Nous aurons ainsi deux secteurs libériens à droite (S_2, s_2) et deux secteurs libériens à gauche (S_1, s_3), que l'on distinguera l'un de l'autre en disant, par exemple, le petit secteur libérien gauche ou secteur libérien gauche inférieur (s_3) et le grand secteur libérien gauche ou secteur libérien gauche supérieur (S_1). Nous supposerons donc toujours, dans la suite de notre description, toutes les coupes orientées ainsi que nous venons de l'indiquer.

A cette phase du développement (fig. 3), nous avons vu que la stèle se trouve subdivisée en une région périphérique, une région moyenne et une région centrale. La région périphérique fournit deux cellules superposées (m, N) et une cellule demeurée indivise, dans le petit secteur droit, de même que dans le grand secteur gauche. Dans chacun des autres secteurs, elle produit deux cellules situées côte à côte. Cela fait en tout quatorze cellules, dont les douze externes méritent seules le nom de péricycle, puisque les deux internes (m, m') vont être employées à produire les premiers tubes criblés.

Chacune de ces deux cellules se divise, par une cloison radiale (b, fig. 4), en deux cellules à peu près égales, qui évolueront plus tard, directement, et deviendront les deux premiers tubes criblés de chaque côté (t, t, fig. 4 et 5).

La région moyenne fournit, dans le grand secteur gauche (S_1), une cloison presque radiale (a, fig. 3) qui la partage en deux cellules peu différentes, situées côte à côte, puis de ces deux cellules, la supérieure se dédouble, par une cloison tangentielle (f, fig. 4), en deux cellules superposées dont l'externe se partagera, plus tard, par une cloison radiale (n, fig. 5); tandis que la cellule située en dedans des deux premiers tubes criblés se partagera de même, par une cloison

radiale (*l*, fig. 5), ce qui donne cinq cellules pour la région moyenne de ce secteur.

Dans le petit secteur ligneux ou supérieur (s_1), la région moyenne se divise seulement, par deux cloisons radiales (*d*, *e*, fig. 3), en trois cellules disposées côte à côte.

Dans le grand secteur droit, la région moyenne se divise par une cloison tangentielle (*g*, fig. 4) en deux cellules superposées, puis chacune de ces cellules se partage à son tour par une cloison radiale, ce qui donne quatre cellules superposées deux à deux. Plus tard, la cellule externe supérieure se partage en deux, par une cloison radiale (*o*, fig. 5), et cela donne aussi cinq cellules pour la région moyenne de ce grand secteur S^2.

Dans le petit secteur droit (s^2), la région moyenne est divisée, par une cloison très oblique (*h*, fig. 4), en deux cellules superposées, dont l'interne ou supérieure se partage, par une cloison presque radiale (*q*, fig. 5), en deux cellules placées côte à côte ; tandis que l'externe se dédouble par une cloison tangentielle (*r*, fig. 5) en deux cellules superposées dont l'externe se partage encore par une cloison radiale (*x*, fig. 5) en deux cellules sous-péricycliques, et cela fait encore cinq cellules produites aux dépens de la région moyenne du petit secteur droit s_2.

Le grand secteur ligneux (S^3) partage sa région moyenne, comme son opposé le petit secteur ligneux (s_1), en trois cellules sous-péricycliques par les deux cloisons radiales successives (*i*, *j*, fig. 4).

Enfin, dans le petit secteur gauche (s^3), une cloison tangentielle (*u*, fig. 4) donne deux cellules superposées dont l'interne demeure indivise, tandis que l'externe se partage en trois cellules sous-péricycliques successivement, par une première cloison radiale (*k*, fig. 4), puis par une seconde cloison radiale (*y*, fig. 5), ce qui fait quatre cellules pour ce dernier secteur.

Telle est la marche du cloisonnement que l'on peut observer dans le développement de la région moyenne et qui aboutit

en définitive à la production des vint-cinq cellules que nous venons d'énumérer.

La région centrale ne produit, après sa délimitation, aucune cloison; elle demeure représentée seulement par les quatre grandes cellules qui correspondent chacune à l'un des trois grands secteurs et au petit secteur ligneux.

Connaissant le nombre et la disposition de ces cellules, il nous reste maintenant à signaler la modification spéciale que subit chacune d'elles. La première modification que l'on constate, à partir du méristème terminal, est offerte par les premiers tubes criblés, qui épaississent peu à peu leur paroi et acquièrent, de très bonne heure, leur maximum de différenciation. Quand ils ont atteint cette phase (*t*, fig. 5), ils présentent une section plus ou moins arrondie, leurs faces transversales ont des cribles bien distincts et leur paroi longitudinale offre de nombreuses ponctuations plus ou moins régulièrement disposées. C'est d'abord le tube criblé le plus voisin du diamètre horizontal (HH') qui se différencie le premier, l'autre se différencie un peu plus tard. En se différenciant ainsi, le premier tube criblé, de chaque côté, s'insinue un peu, entre deux cellules de l'assise périphérique contiguës, mais situées de part et d'autre du diamètre horizontal, et se trouve quelquefois placé entre les deux secteurs voisins, de telle manière qu'il peut devenir difficile de dire auquel des deux secteurs il appartient, si l'on n'a pas suivi les diverses phases de son développement.

Dans chaque faisceau libérien, de nouveaux tubes criblés s'ajoutent aux deux premiers, mais tous ces nouveaux tubes sont formés aux dépens de la région moyenne et les deux secteurs libériens, de chaque côté, concourent à leur production.

Pour le faisceau droit, c'est la cellule sous-péricyclique du grand secteur droit (S_2), voisine du premier tube criblé droit, qui évolue en tube criblé; puis la cellule sous-péricyclique, qui lui fait suite, peut évoluer à son tour de la même manière, en même temps qu'une ou plusieurs des cellules

du petit secteur droit (s_2), voisines des premiers tubes criblés, subissent la même transformation. D'ailleurs, tous les nouveaux tubes criblés ne présentent aucune particularité spéciale, et même quand ils ont acquis leur maximum de différenciation, ils n'offrent jamais, à un degré aussi élevé que les deux premiers, l'aspect caractéristique tel qu'on peut le voir représenté (t, fig. 5).

A gauche, c'est la cellule sous-péricyclique voisine du premier tube criblé, appartenant au secteur gauche (s^3) qui évolue en tube criblé, puis la cellule sous-péricyclique voisine peut évoluer à son tour, en même temps qu'une ou plusieurs cellules du grand secteur gauche (S_1), voisines des premiers tubes, évoluent pareillement en tubes criblés.

Tous ces tubes criblés, qu'ils soient d'origine périphérique ou d'origine moyenne, sont séparés de l'endoderme par une assise continue qui représente le péricycle (P, fig. 4 et 5).

Si l'on fait abstraction de l'origine et de l'ordre du développement que nous venons d'indiquer, les deux faisceaux libériens formés à cette phase, chacun par quatre ou cinq tubes criblés (t, t, t_1, t_1, fig. 6), paraissent symétriques l'un de l'autre. En même temps, s'établit la symétrie des deux faisceaux ligneux représentés au début, le supérieur par un petit secteur (s_1) et l'inférieur par un grand secteur (S^3). C'est après la différenciation des premiers tubes criblés qu'on voit les premiers vaisseaux se différencier. Tout d'abord, c'est la cellule médiane de la région moyenne du petit secteur supérieur et du grand secteur inférieur (v, fig. 6) qui se transforme en vaisseau; ensuite, chacune des cellules (v_1) situées de part et d'autre de ce premier vaisseau se transforme de même; ce qui donne trois vaisseaux disposés côte à côte, dans chaque faisceau ligneux, et, de ces trois vaisseaux, c'est d'ordinaire le médian ou le premier différencié (v) qui est le plus petit. Plus tard, la cellule placée en dedans de ces vaisseaux, et qui correspond à la région centrale (V, fig. 6) de chacun des secteurs, se transforme en un vais-

seau plus grand que les précédents et cela donne quatre vaisseaux pour chaque faisceau ligneux.

Ces quatre vaisseaux sont formés aux dépens de la région moyenne et de la région centrale de chaque secteur médian qui sont employées entièrement à les produire. A cet état du développement de la racine, et en ne considérant que sa portion intrapéricyclique, le faisceau ligneux supérieur (s_1) se confond exactement avec le petit secteur supérieur, de même que le faisceau ligneux inférieur se confond exactement avec le grand secteur inférieur (S^3). Ces deux faisceaux ligneux paraissent cependant symétriques. Cette apparence est due à ce que le petit secteur s'est accru peu à peu dans le sens du rayon, puis a acquis une cloison tangentielle (III, fig. 3) qui l'a subdivisé en région moyenne et région centrale. En s'accroissant ainsi vers le centre, il refoule de part et d'autre les deux grandes cellules internes des deux grands secteurs latéraux. Bientôt ces deux grandes cellules se trouvent correspondre : la cellule de droite (B, fig. 6) au milieu du faisceau libérien droit, la cellule de gauche (A, fig. 6) au milieu du faisceau libérien gauche, de telle sorte qu'elles paraissent appartenir aussi bien au petit qu'au grand secteur libérien. Cela concourt à augmenter la symétrie que présente la racine, à cette époque avancée de son développement.

On peut donc appeler les deux secteurs médians (s_1, S^3), secteurs ligneux, ainsi que nous l'avons fait. Mais les quatre secteurs latéraux (s_3,S_1,S_2,s_2) ne méritent pas également le nom de secteurs libériens, car leur portion intrapéricyclique n'est pas entièrement employée à la production des faisceaux libériens. En effet, les deux grandes cellules (A,B, fig. 6), correspondant à la région centrale des deux grands secteurs latéraux (S_1, S_2), se transforment plus tard en vaisseaux qui représentent là les vaisseaux intermédiaires, que l'on rencontre, dans les autres végétaux, où ils servent de passage entre les formations primaires ou alternes et les formations secondaires ou superposées.

En dehors, les faisceaux libériens et ligneux se trouvent séparés de l'endoderme, par une assise formée de douze cellules qui présentent à présent sensiblement même forme et même taille. C'est cette assise (P, fig. 4) qui, seule, mérite le nom de péricycle. Par suite de l'accroissement particulier subi par les deux cellules (N, fig. 3) superposées aux premiers tubes criblés, ces tubes paraissent avoir été refoulés vers le centre, et il ne reste plus trace du dédoublement primitif des deux cellules périphériques.

Si nous n'avons pas insisté sur le nombre des tubes criblés qui complètent chaque faisceau libérien, c'est que ce nombre est variable, d'une racine à l'autre, et dépend beaucoup de la grosseur de la racine considérée. Nous avons choisi un exemple moyen, dans lequel les cellules stéliques sont au nombre de cinquante environ ; mais souvent ce nombre est un peu plus élevé, en particulier dans les grosses racines. Dans ces cas, les éléments de la région moyenne surtout se cloisonnent davantage, car le péricycle demeure toujours formé de douze cellules, de même que l'endoderme et l'assise sus-endodermique sont formés chacun de six cellules.

En effet, ce n'est qu'exceptionnellement, et çà et là, qu'on trouve trois cellules péricycliques, par exemple, au lieu de deux dans un même secteur. Quand le nombre des éléments stéliques est plus considérable, chaque faisceau libérien comprend un plus grand nombre de tubes criblés, et chaque faisceau ligneux comprend un plus grand nombre de vaisseaux. Mais, même dans ce cas, la formation des premiers tubes criblés se fait toujours, aux dépens de la région périphérique, par le dédoublement d'une de ces cellules en deux points opposés. Ces premiers tubes criblés sont toujours au nombre de deux par faisceau et leur disposition, par rapport aux différents secteurs, demeure la même.

Adiantum setulosum (fig. 7, 8, Pl. III). — Aux trois faces internes de la cellule initiale de la racine, correspondent trois segments qui, après séparation d'une portion externe, par une cloison médio-corticale, divisent leur portion interne

en deux parties, pour donner les six secteurs primitifs dont trois grands (S_1, S_2, S_3, fig. 7), réunis au centre, alternent avec trois petits (s_1, s_2, s_3) assez éloignés du centre. Cette alternance étant régulière, il en résulte que la racine possède, à ce moment, une symétrie axile comme dans le *Lygodium*, mais cette symétrie disparaît très vite avec les progrès du développement. En effet, de très bonne heure, deux des secteurs se distinguent des autres parce qu'ils demeurent étroits, tandis que les quatre autres s'élargissent beaucoup. Ces deux secteurs étroits (s_1, S_3) sont opposés l'un à l'autre, et on peut, dès maintenant, les appeler secteurs ligneux, parce qu'ils sont destinés à produire les faisceaux ligneux.

Il se fait, dans chacun des six secteurs, une cloison tangentielle (I, fig. 7) qui sépare l'écorce interne et la stèle. Dans l'écorce interne, il se produit, peu après, un dédoublement tangentiel (2, fig. 7) qui donne naissance à l'endoderme (E, fig. 8) et à l'assise sus-endodermique. Là se borne le dédoublement de l'écorce interne qui, comme chez le *Lygodium*, ne se trouve formée que de deux assises. Mais, par contre, ces deux assises se divisent par plusieurs cloisons radiales, de telle sorte qu'au lieu d'avoir seulement six cellules endodermiques et six cellules sus-endodermiques, comme dans le *Lygodium*, il y en a dans l'*A. setulosum* un nombre beaucoup plus grand.

La portion stélique prend, dans chaque secteur, une première cloison tangentielle (II, fig. 7 et 8) qui isole vers l'extérieur une région périphérique, puis une seconde cloison tangentielle, qui sépare une région moyenne et une région centrale. Mais cette seconde cloison se produit seulement dans les trois grands secteurs et dans le petit secteur ligneux, comme pour le *Lygodium*. Ensuite, des cloisons radiales se montrent dans les diverses régions ainsi obtenues. D'abord, la région périphérique de la stèle se divise par une cloison radiale, située au milieu de chaque secteur, ce qui donne douze cellules périphériques. Une de ces cellules, appartenant à un grand secteur libérien (S_1) se

dédouble par une cloison tangentielle (*c*, fig. 7) en deux cellules superposées. La cellule périphérique opposée, appartenant à un petit secteur libérien (s_2), se dédouble de même en deux cellules superposées. Si dès lors on oriente les coupes, ainsi que nous l'avons indiqué précédemment, de façon que le petit secteur ligneux étant supérieur, le grand secteur libérien, dont une cellule périphérique vient de se dédoubler tangentiellement, soit à gauche, nous constaterons que la cellule périphérique dédoublée du petit secteur (s_2), est située au-dessous du diamètre horizontal (HH') à droite, tandis que la cellule dédoublée du grand secteur (S_1) est au-dessus de ce diamètre à gauche. De chaque côté, la cellule interne provenant du dédoublement tangentiel se partage, par une cloison radiale (*b*, fig. 7), en deux cellules de même taille (*m*, *m*, fig. 7). Ces deux cellules, quadrangulaires au début, et situées côte à côte, sont les cellules mères des premiers tubes criblés. Un peu après, la cellule externe, née du dédoublement tangentiel, se partage aussi par une cloison radiale en deux cellules situées côte à côte.

Dans le grand secteur gauche (S_1), l'autre cellule périphérique se dédouble aussi un peu plus tard, par une cloison tangentielle (*c*, fig. 7), en deux cellules superposées qui se partagent à leur tour, par une cloison radiale, de façon à donner quatre cellules superposées deux par deux. Dans le petit secteur droit (s_2), l'autre cellule périphérique se subdivise de la même manière, en quatre cellules superposées deux par deux. Dans le grand secteur droit (S_2) les deux cellules périphériques se subdivisent, chacune en quatre cellules superposées deux à deux, et la même subdivision se fait dans les deux cellules périphériques du petit secteur gauche (s_3). La marche des cloisonnements, que nous venons d'énumérer n'est pas simultanée dans tous les secteurs. C'est ainsi, par exemple, que le cloisonnement radial n'est pas encore effectué, dans la cellule superposée aux cellules mères des premiers tubes criblés, dans le grand secteur gauche (S_1, fig. 7).

Quand tous ces cloisonnements sont achevés, la région périphérique de chaque secteur libérien est donc composée de huit cellules, disposées quatre par quatre en deux assises superposées assez régulières. Quatre des cellules de l'assise interne, situées deux à gauche, au-dessus du diamètre horizontal (IIII'), et deux à droite (*m*, *m*, fig. 7), au-dessous de ce même diamètre, doivent donner naissance aux premiers tubes criblés. Pour cela, chacune de ces cellules se divise par une cloison radiale, en deux cellules carrées de même taille, et l'on a de chaque côté quatre cellules semblables (*t*, *t*, *t*, *t*, fig. 8) disposées côte à côte en une seule assise. Ces quatre cellules évoluent ensuite directement, en autant de tubes criblés qui sont les premiers tubes criblés de cette racine.

En dedans de la région périphérique, qui seule a fourni tous les éléments dont nous venons de parler, il se produit aussi un cloisonnement actif pendant le même temps; mais ce cloisonnement ne présente pas, d'ordinaire, une régularité susceptible d'être décrite, et il aboutit à la formation d'un assez grand nombre d'éléments. Dans les deux petits secteurs libériens, ces éléments ont tous une taille à peu près semblable. Il en est de même pour les deux grands secteurs libériens, si l'on fait abstraction du grand élément interne qui correspond à la région centrale de chacun d'eux.

En effet, la région centrale ne se cloisonne pas, au moins dans la plupart des cas, et demeure représentée par des éléments de grande taille qui se transforment ultérieurement en vaisseaux ligneux, formations intermédiaires s'ajoutant aux faisceaux ligneux proprement dits, fournis par les secteurs ligneux.

Parmi les quatre premiers tubes criblés, c'est d'abord celui qui est contigu au diamètre horizontal qui manifeste les caractères particuliers de sa différenciation, puis celui qui le touche se différencie à son tour et ainsi de suite, de proche en proche, bien qu'il n'y ait d'ailleurs entre eux qu'une faible différence à ce point de vue. Quand ces tubes

ont acquis leur maximum de différenciation, ils présentent souvent une forme pentagonale, mais certains demeurent presque quadrangulaires, tandis que d'autres ont acquis une forme hexagonale. Ils ont une paroi notablement épaissie et leurs faces transversales sont munies de cribles bien distincts. Ces premiers tubes criblés sont disposés dans chaque faisceau en un arc régulier dont le bord interne se continue directement avec le bord interne de la région périphérique située de part et d'autre. Grâce à cette disposition, on peut, pendant toute la durée de leur existence, rattacher aisément les premiers tubes criblés à la région périphérique qui leur a donné naissance. Il est vrai que par la taille ils se montrent semblables aux éléments de la région moyenne, s'éloignant beaucoup, sous ce rapport, des autres éléments de la région périphérique qui ont tous une taille plus grande, ainsi qu'une forme et une disposition différentes.

La région périphérique qui se trouvait formée de deux assises superposées, provenant du dédoublement tangentiel de l'assise primitive unique, peut encore s'épaissir par un nouveau cloisonnement tangentiel. Ce cloisonnement, comme les précédents, n'est pas simultané dans toutes les cellules du pourtour de la stèle. On rencontre çà et là deux cellules superposées seulement (fig. 8), tandis que la plus grande partie est formée de trois assises dont les cellules sont disposées en séries radiales assez régulières. En particulier, la portion superposée aux premiers tubes criblés est encore demeurée, à gauche (fig. 8), formée de deux cellules superposées seulement; tandis qu'à droite la moitié de la cellule périphérique primitive s'est subdivisée en deux files de cellules, l'une de deux, l'autre de trois cellules superposées radialement. Ainsi, cette moitié primitive s'est cloisonnée de façon à présenter, en définitive, autant d'assises que la portion voisine. Ce sont ces trois assises qui constituent le véritable péricycle, lequel acquiert, comme on voit, un assez grand développement dans cette espèce

Chaque faisceau libérien s'élargit beaucoup par de nouveaux tubes criblés qui se différencient plus tard aux dépens de cellules situées au contact de la région périphérique, de part et d'autre des quatre premiers tubes criblés, puis il s'épaissit, à l'aide d'autres tubes criblés formés par les cellules situées en dedans des tubes criblés précédents. Le nombre des tubes criblés de chaque faisceau libérien est variable avec la grosseur de la racine, mais en général il est assez élevé dans cette Fougère.

Nous avons dit que les deux secteurs étroits (s_1, S_3, fig. 7 et 8) méritent le nom de secteurs ligneux. En effet, chacun de ces secteurs s'étant subdivisé par des cloisons tangentielles successives en région périphérique, région moyenne et région centrale, subit de très bonne heure, beaucoup plus tôt que dans le *Lygodium scandens*, un cloisonnement de sa région moyenne qui se dédouble une ou plusieurs fois tangentiellement. Puis deux cloisons radiales partagent la portion externe, provenant de ce dédoublement, en trois cellules de taille à peu près semblable. Ensuite, la cellule médiane ainsi formée (fig. 7) grandit plus que les deux autres et se divise à son tour en deux ou trois cellules, ce qui porte d'ordinaire à cinq le nombre des cellules ainsi placées côte à côte dans chaque secteur ligneux (fig. 8). Quelquefois la cellule médiane se divise, par une cloison tangentielle, en deux cellules dont l'interne est carrée ou rectangulaire, et l'externe pentagonale. Ces deux cellules demeurent le plus souvent plus petites que les autres. Dans ce dernier cas, c'est la cellule externe médiane qui se différencie avant les autres pour donner le premier vaisseau ; puis la cellule interne se différencie, et ensuite, de part et d'autre, la cellule qui touche la cellule médiane et les autres après, de proche en proche. On a alors un arc de vaisseaux plus ou moins arrondis, au nombre de cinq à six. En dedans de cet arc, il peut y avoir une ou plusieurs cellules provenant du dédoublement de la région moyenne. Chacune de ces cellules se lignifie par voie centripète. Plus tard, la région centrale, qui ne se cloisonne

pas d'ordinaire, donne un seul grand vaisseau pour chaque secteur ligneux; alors se trouvent constitués les deux faisceaux ligneux qui correspondent exactement, à cette phase, à toute la portion intrapéricyclique des deux secteurs étroits (s_1, S_3) qui, pour cette raison, méritent bien ici aussi le nom de secteurs ligneux.

La forme de ces faisceaux ligneux est assez caractéristique; chacun d'eux comprend, à sa partie externe, un arc de cinq ou six petits vaisseaux de taille moyenne, et en dedans de cet arc, deux à quatre vaisseaux de grande taille disposés en file radiale.

Adiantum cardiochlæna (fig. 9, 10, 11, 12, Pl. III). — C'est cette plante que nous avions pris comme exemple pour indiquer, dans une note préliminaire (1), que les premiers tubes criblés prenant naissance aux dépens de l'assise périphérique de la stèle des Fougères, cette assise périphérique primitive ne doit pas être considérée comme un péricycle ayant son autonomie dès le début.

Nous l'avions choisie alors de préférence à l'*A. setulosum* par exemple, en raison du moins grand nombre de ses cellules et surtout parce que le péricycle y demeure d'ordinaire simple et permet mieux, par sa disposition ultérieure, de comprendre pourquoi il avait été confondu jusqu'alors avec la région périphérique toute entière.

La formation des six secteurs s'y fait comme dans le *Lygodium* et dans l'*A. setulosum* (fig. 9). L'écorce interne demeure aussi formée de deux assises seulement, mais l'assise sus-endodermique ne prend qu'une cloison radiale dans chacun des quatre secteurs libériens; cela porte à dix le nombre de ses cellules qui acquièrent une grande taille et rappellent, sous ce rapport, les cellules sus-endodermiques du *Lygodium scandens*.

Quand la région périphérique s'est divisée par une cloison radiale dans chacun des six secteurs, une cloison tangen-

(1) *De la formation du péricycle de la racine dans les Fougères* (Bull. du Mus. d'Hist. nat., 1901, p. 277).

tielle (*c*, fig. 10) se forme, dans deux de ses cellules diamétralement opposées, et c'est là le premier indice de la formation des premiers tubes criblés, qui nous permet d'orienter les coupes de la façon précédemment indiquée. La cellule interne détachée par cette cloison tangentielle se divise, par une cloison radiale, et donne deux cellules qui sont les cellules mères des premiers tubes criblés (*m*, *m*, fig. 10).

Chaque cellule mère, un peu plus tard, se divise à son tour par une autre cloison radiale en deux cellules égales qui évoluent directement en tubes criblés (*t*, *t*, *t*, *t*, fig. 11). On a donc enfin quatre premiers tubes criblés, de chaque côté, formés aux dépens de la région périphérique primitive.

Pendant que se forment ces tubes, les autres cellules de la région périphérique non dédoublées se partagent soit par une, soit par deux cloisons radiales successives, tandis que la cellule superposée aux premiers tubes criblés demeure indivise. En général, on a ainsi trois cellules périphériques, dans le grand secteur gauche (S_1) et dans le petit secteur droit (s_2), et quatre cellules dans chacun des deux autres secteurs libériens (s_3, S_2), les deux secteurs ligneux (s_1, S_3) conservant chacun leurs deux cellules indivises. Ces diverses cellules, à l'exception de celles des secteurs ligneux qui demeurent un peu aplaties radialement, acquièrent dans la suite une épaisseur assez grande et assez uniforme.

Plus tard de nouveaux tubes criblés s'ajoutent aux quatre premiers dans chaque faisceau libérien. Ces nouveaux tubes sont tous formés par la région moyenne. C'est d'abord aux dépens des cellules des secteurs (s_3 et S_2) placées au contact de la région périphérique qu'ils se différencient et, parmi ces cellules, ce sont les plus voisines des premiers tubes criblés qui se transforment en premier lieu. A un certain état du développement, on a de chaque côté huit tubes criblés complètement différenciés formant un arc continu en dedans du péricycle, et il semble alors que ces huit tubes criblés sont équivalents, tandis que quatre ont une origine périphérique et quatre une origine moyenne. Cette dispo-

sition, telle qu'on la voit réalisée (fig. 12), fait comprendre aisément pourquoi l'origine périphérique des premiers tubes criblés est restée jusqu'ici ignorée.

Acrostichum crinitum (fig. 13, 14, 15, Pl. III). — Dans cette racine, la portion externe des six secteurs primitifs correspondant à l'écorce interne, au lieu de demeurer formée de deux assises, l'endoderme et l'assise sus-endodermique, se divise par plusieurs cloisons tangentielles et acquiert un plus grand nombre d'assises. La portion interne de ces secteurs se divise de même par des cloisons tangentielles en trois régions superposées dans les trois grands secteurs ainsi que dans le petit secteur ligneux (s_1).

Ensuite la région périphérique se partage par une cloison radiale située au milieu de chaque secteur, mais, comme toujours, ce cloisonnement n'est pas simultané dans tous les secteurs, et l'on peut voir le dédoublement tangentiel, caractéristique de la formation des premiers tubes criblés, se montrer avant que le cloisonnement radial se soit effectué dans la région périphérique du petit secteur ligneux (s_1, fig. 13). La cellule interne provenant du dédoublement tangentiel se partage aussitôt, par une cloison radiale (b, fig. 11), en deux cellules égales qui sont les cellules mères (m, m) des premiers tubes criblés. Il y a deux cellules mères de chaque côté, correspondant aux deux secteurs libériens opposés (S_1, s_2) qui partagent encore par une cloison radiale la moitié non dédoublée de leur région périphérique. Dans les deux autres secteurs libériens (s_3, S_2), chaque moitié de la région périphérique se subdivise, par une cloison radiale, en deux cellules égales, ce qui fait quatre cellules périphériques pour chacun d'eux. La cellule périphérique superposée aux deux cellules mères (m, m) se divise à son tour, par une cloison radiale, en deux cellules égales qui atteignent peu à peu une taille comparable à celle des autres cellules périphériques non dédoublées. A une certaine phase du développement, la région périphérique est donc composée de deux cellules, pour chaque secteur ligneux (s_1, S_3), et de

quatre cellules pour chacun des quatre secteurs libériens, ce qui fait d'une part, vingt cellules disposées côte à côte, auxquelles il faut ajouter d'autre part, les quatre cellules mères (*m*, *m*, *m*, *m*) des premiers tubes criblés disposées deux par deux en dedans des précédentes. Bientôt ces cellules mères se partagent chacune, par une cloison radiale, en deux cellules filles égales qui vont évoluer en tubes criblés (*t*, fig. 14) directement, et cela nous donne huit cellules disposées, quatre par quatre, en deux arcs situés en dedans de l'assise formée par les vingt autres cellules périphériques.

Pendant que ces premiers tubes criblés se différencient, les cellules périphériques des secteurs libériens se dédoublent, chacune, par une cloison tangentielle, en deux cellules superposées d'égale taille et les cellules ainsi produites s'accroissent ensuite, ce qui donne à la région périphérique une certaine épaisseur (P, P_1, fig. 14). Les cellules périphériques des secteurs ligneux ne se dédoublent pas et quand elles se dédoublent, c'est seulement beaucoup plus tard, ce qui produit, entre les secteurs libériens et ligneux, une grande différence d'épaisseur pour la même région périphérique.

De nouveaux tubes criblés se différencient, plus tard, aux dépens des cellules de la région moyenne situées au contact des cellules périphériques, de part et d'autre des quatre premiers tubes criblés. On peut constater alors l'existence d'une dizaine de tubes criblés, disposés en une seule assise, formant de chaque côté un arc continu. Cet arc est séparé de l'endoderme, par deux assises qui méritent par conséquent le nom de péricycle, et il serait difficile alors de dire quels sont les quatre tubes qui ont la même origine que ce péricycle. Cette disposition peut déjà se deviner à gauche (fig. 14), bien que l'état représenté soit encore peu avancé.

On peut rencontrer dans cette racine des variations assez importantes. En particulier, les deux petits secteurs libériens peuvent se comporter de la même manière en ce qui concerne la production des premiers tubes criblés. Dans ce cas, la moitié périphérique supérieure du petit secteur

gauche (s_3) se dédouble, par une cloison tangentielle, en deux cellules superposées dont l'interne se partage par une cloison radiale en deux cellules égales. Ces deux cellules, un peu plus tard, se divisent chacune par une cloison radiale en deux cellules filles qui deviennent des tubes criblés. Ce petit secteur gauche a donc produit quatre premiers tubes criblés aux dépens de sa région périphérique. La cellule externe superposée aux deux cellules mères se partage de son côté par une cloison radiale, en deux cellules égales qui se dédoublent ensuite chacune par une cloison tangentielle, de telle sorte que les quatre tubes criblés, disposés côte à côte en dedans de ces deux assises péricycliques, ont absolument la même origine que les quatre premiers tubes criblés, issus du grand secteur gauche, avec lesquels ils forment un arc continu tel qu'on le voit (fig. 15). Les portions du péricycle, qui correspondent à ces deux groupes de tubes, ont aussi la même valeur par rapport à chacun d'eux. Quand le grand secteur droit se comporte aussi de cette manière, les deux faisceaux libériens présentent dès l'origine une symétrie complète.

Enfin, nous signalerons encore une modification qui peut s'observer dans le mode de formation des premiers tubes criblés de cette plante. Après le dédoublement tangentiel de la moitié périphérique du secteur qui donne naissance aux cellules mères des premiers tubes criblés, la cellule externe née de ce dédoublement se dédouble à son tour, par une cloison tangentielle, et la cellule interne qu'elle produit se divise, par une cloison radiale, pour donner deux autres cellules mères de tubes criblés superposées aux deux précédentes.

Chacune des quatre cellules mères ainsi produites se divise par une cloison radiale en deux cellules qui deviennent des tubes criblés. On a donc deux arcs de tubes criblés, superposés l'un à l'autre, et ces deux arcs ont la même origine périphérique. Ce cas peut se présenter à la fois dans plusieurs secteurs, surtout dans les grosses racines, mais il

paraît plutôt accidentel et se rencontre çà et là dans un secteur, ainsi que nous l'avons représenté dans le petit secteur droit (s_2, fig. 15), où l'on voit quatre premiers tubes criblés, superposés deux à deux, ayant tous la même origine périphérique : deux sont externes (t, t) et deux internes (t^c, t^c, fig. 15).

Polypodium vulgare (fig. 16, 17, Pl. III). — Quand les secteurs primitifs ont pris naissance, ils partagent de bonne heure leur portion externe (D_1, fig. 16) par des cloisons tangentielles en cinq, six assises et même davantage. On reconnaît de suite les deux secteurs ligneux (s_1, S_3) parce qu'ils sont beaucoup plus étroits que les autres ; ils partagent leur portion interne, par deux cloisons tangentielles successives (II, III), en trois régions, ainsi que les deux grands secteurs libériens. Les deux petits secteurs libériens prennent une cloison tangentielle (II) qui détache sous l'endoderme une région périphérique, mais il ne se produit pas d'ordinaire une subdivision régulière en région moyenne et région centrale.

Dans chacun des quatre secteurs libériens (s_3, S_1, S_2, s_2) il se forme une cloison radiale partageant en deux parties égales sa région périphérique, mais une telle cloison ne se produit pas dans les secteurs ligneux. La moitié périphérique du grand secteur gauche se dédouble, par une cloison tangentielle (c, fig. 16), et la cellule interne résultant de ce dédoublement se divise, par une cloison radiale, en deux cellules qui sont les cellules mères des premiers tubes criblés. Ces cellules (m, m, fig. 16) se divisent un peu plus tard, par une cloison radiale, pour donner chacune deux cellules qui se transforment ensuite directement en tubes criblés (t, fig. 17). La moitié périphérique du petit secteur droit (s_2) se dédouble, de la même manière, et l'on a de la sorte quatre premiers tubes criblés (t, t, t, t, fig. 17) de chaque côté. Pendant que se poursuit ce développement, la cellule externe superposée aux cellules mères se partage par une cloison radiale, tandis que l'autre moitié périphérique demeurée indivise se par-

tage aussi dans toute son épaisseur par une cloison radiale, ce qui aboutit à la formation de quatre cellules périphériques placées côte à côte dans chacun de ces deux secteurs libériens. Les deux autres secteurs libériens partagent de même chacune de leurs cellules périphériques par une cloison radiale, ce qui fait aussi quatre cellules pour chacun d'eux. Dans les secteurs libériens, les cellules de l'endoderme et les assises superposées se divisent plusieurs fois par des cloisons radiales, tandis que dans les secteurs ligneux ces assises ne se cloisonnent pas, et l'on peut voir qu'ils ne présentent qu'une seule cellule endodermique, à laquelle correspond une seule cellule sus-endodermique, les assises externes étant divisées présentent chacune au moins deux cellules par secteur.

Dans la plupart des cas, les cellules périphériques ne se dédoublent pas et le péricycle demeure simple dans toute son étendue, mais il est fréquent de voir certaines de ces cellules se dédoubler par une cloison tangentielle, sans que ce dédoublement offre la régularité qu'il présente dans d'autres plantes.

Les premiers tubes criblés acquièrent leur maximum de différenciation au niveau de la racine correspondant à la base de la coiffe; ils ont à ce moment (fig. 17) une taille un peu inférieure à celle des cellules de la région moyenne qui les avoisinent, leur forme est pentagonale ou hexagonale et leur paroi notablement épaissie. Plus tard, de nouveaux tubes criblés se différencient aux dépens des cellules, de la région moyenne, qui leur font suite dans le secteur libérien voisin, et plus tard encore, d'autres tubes se différencient à la fois dans les deux secteurs libériens voisins; de cette manière chaque faisceau libérien s'accroît en largeur et en épaisseur. Ces faisceaux sont en effet très larges, les faisceaux ligneux étant au contraire très étroits, ce qui correspond à ce que nous avons dit de l'étroitesse des secteurs ligneux. Cette étroitesse des secteurs ligneux paraît être une caractéristique du genre Polypode; elle se rencontre au moins chez les

diverses espèces que j'ai pu examiner et parmi lesquelles je citerai *P. muscifolium*, *P. decurrens* et *P. aureum*.

Dorycnopteris palmata (fig. 18, 19, Pl. III). — Les premiers cloisonnements dans cette racine, en prenant pour point de départ la cellule initiale, se font comme dans les cas précédents. Il y a formation de six secteurs dont trois grands alternent régulièrement avec trois petits. La région stélique une fois séparée se partage en trois régions concentriques, dans chacun des trois grands secteurs et dans le petit secteur ligneux; et, au niveau de la racine où la coiffe est épaisse de cinq assises cellulaires, on constate, dans la région périphérique de la stèle, l'apparition de la cloison tangentielle qui est la première indication relative à la formation des cellules mères des premiers tubes criblés.

A ce moment, la région périphérique est nettement indiquée, ses limites interne (II) et externe (I, fig. 18) sont fortement marquées, à peu près autant que les six lignes radiales qui correspondent à la séparation des six secteurs entre eux; toutes les autres cloisons étant représentées par des lignes moins épaisses. Toutefois cette région périphérique ne forme pas une couronne uniforme, comme cela se voit dans d'autres cas, les cellules qui la composent ont une forme variable dans les divers secteurs.

D'abord dans chaque secteur, cette région s'est divisée par une cloison radiale en deux moitiés à peu près égales. Dans deux secteurs opposés, le cloisonnement de cette région ne va pas plus loin et, à ce caractère, on peut distinguer déjà les deux secteurs ligneux. Dans l'un des grands secteurs libériens, une moitié de la région périphérique se dédouble, par une cloison tangentielle, en deux cellules superposées. C'est l'apparition de cette cloison, dont nous indiquions précédemment la signification, qui nous permet d'orienter désormais les coupes de cette racine, dans la position déjà décrite. En plaçant en haut le petit secteur ligneux (s_1), et à gauche le grand secteur (S_1) présentant le dédoublement de sa moitié périphérique, nous constaterons que le petit secteur

droit (s_2), qui est opposé à ce dernier, présente aussi le dédoublement tangentiel de la moitié de sa région périphérique. Cette moitié est contiguë au diamètre horizontal (H H') et au-dessous de lui, tandis que la moitié dédoublée du grand secteur gauche est contiguë à ce même diamètre et au-dessus de lui.

La cellule interne provenant de ce dédoublement se partage bientôt en deux cellules égales par une cloison radiale. Ces deux cellules sont les cellules mères (*m*, *m*, fig. 18) des premiers tubes criblés. Il y a ainsi deux cellules mères, de chaque côté, et elles occupent les unes par rapport aux autres la même situation que dans les cas précédents. L'autre moitié de la région périphérique, dans les deux secteurs opposés qui ont produit ces cellules mères, se partage dans toute son épaisseur, par une cloison radiale, et la cellule externe provenant du dédoublement tangentiel se partage aussi en deux parties égales par une cloison radiale. Dans les deux autres secteurs libériens (s_3, S_2), chaque moitié de la région périphérique se subdivise, dans toute son épaisseur, par une cloison radiale en deux cellules égales, ce qui donne pour chacun de ces secteurs quatre cellules disposées en une assise.

En définitive, la région périphérique de la stèle entière comprend vingt-quatre cellules. Elle forme une couronne, mince dans les secteurs ligneux où elle comprend deux cellules aplaties pour chacun d'eux, plus épaisse dans les secteurs libériens où elle comprend quatre cellules.

Plus tard, au niveau de la racine où la coiffe n'a plus que deux assises d'épaisseur, chaque cellule mère de la région périphérique se divise, par une cloison radiale, et l'on a de chaque côté quatre cellules filles qui vont se transformer directement en autant de tubes criblés.

Ces premiers tubes criblés s'intercalent entre les éléments voisins, acquièrent des angles plus ou moins marqués, ce qui fait que certains d'entre eux deviennent pentagonaux, tandis que d'autres demeurent carrés ou rectangulaires.

Au moment de leur maximum de différenciation, ces premiers tubes criblés (*t*, *t*, *t*, fig. 19) sont disposés en un arc régulier pour chaque faisceau libérien. En dehors de cet arc, les cellules périphériques de grande taille sont demeurées simples, tandis que les cellules périphériques voisines se sont dédoublées par une cloison tangentielle. Quelquefois toutes les cellules périphériques, à l'exception de celles qui se trouvents uperposées aux premiers tubes criblés, se dédoublent ainsi, d'autres fois il n'y a qu'un certain nombre des cellules périphériques qui se dédoublent ainsi (fig. 18, 19) et sans qu'on puisse dans ce cas constater une disposition régulière.

La région moyenne de chacun des quatre secteurs libériens se cloisonne, de son côté, pour produire un assez grand nombre de cellules, et c'est aux dépens de ces cellules, voisines des premiers tubes criblés, que de nouveaux tubes criblés vont prendre naissance et s'ajouter aux précédents pour compléter les faisceaux libériens.

La région moyenne des deux secteurs ligneux (s_1, S_3) se cloisonne, dans diverses directions, pour produire un certain nombre d'éléments qui se transforment tous en vaisseaux.

Pteris serrulata (fig. 20, Pl. IV). — Quand la stèle s'est divisée, dans les trois grands secteurs, en trois régions concentriques par deux cloisons tangentielles successives, la région périphérique délimitée dans les six secteurs se partage par une cloison radiale médiane pour chaque secteur. Puis dans chacun des quatre secteurs libériens (s_3,S_1,S_2,s_2), les deux cellules périphériques ainsi produites se divisent à leur tour, par une cloison radiale, en deux cellules égales pour donner quatre cellules périphériques disposées côte à côte dans chaque secteur libérien. En général, ce second cloisonnement radial ne s'effectue pas dans la région périphérique des secteurs ligneux (s_1, S_3), mais quelquefois il peut se présenter aussi dans ces secteurs. Alors l'un d'eux pourra avoir quatre cellules périphériques, tandis que

l'autre en aura trois seulement, comme cela a lieu dans l'exemple représenté (fig. 20). Malgré cela, les deux secteurs ligneux conservent toujours une étroitesse plus grande que les secteurs libériens.

Dans deux des secteurs libériens opposés (S_1, s_2), on voit alors deux cellules périphériques voisines se dédoubler, par une cloison tangentielle, chacune en deux cellules superposées. Ces cellules, au moment de se dédoubler, n'ont pas acquis une taille plus grande que les autres, de telle sorte que, aussitôt après leur division, les deux cellules filles qu'elles produisent n'occupent pas une épaisseur plus grande que les cellules périphériques demeurées indivises. Comme, d'autre part, ces cellules filles restent un certain temps sans accroître leur taille, on peut constater avec la plus grande évidence, pendant ce temps, que les cellules internes proviennent bien du dédoublement des cellules de l'assise périphérique primitive. Il est peu d'exemples, parmi les Fougères, où cette origine demeure aussi longtemps facile à constater. En effet, le plus souvent, la cellule périphérique, avant son dédoublement, est plus épaisse que ses voisines. En outre, la cellule fille externe aussitôt après sa naissance s'épaissit beaucoup, de façon à acquérir la même taille que les cellules périphériques demeurées indivises. Il en résulte que les cellules internes, qui sont les cellules mères des premiers tubes criblés, paraissent dès lors appartenir à une assise interne.

Souvent, dans le *P. serrulata*, ces cellules, au nombre de deux de chaque côté, évoluent directement en tubes criblés sans se cloisonner. Dans ce cas, la cellule périphérique primitive, qui se dédouble par une cloison tangentielle, est la cellule mère du premier tube criblé, et la cellule externe qui représente désormais le péricycle est sa cellule sœur.

D'autres fois les cellules internes, résultant du dédoublement des cellules périphériques, sont les cellules mères des premiers tubes criblés ; elles se divisent, par une cloison radiale, chacune en deux cellules filles qui se transforment

directement en tubes criblés et on a alors quatre tubes criblés de chaque côté. On constate d'ailleurs quelque irrégularité dans la formation des premiers tubes criblés de cette plante. Tantôt une seule des deux cellules internes, nées de l'assise périphérique, se divise en deux cellules filles, l'autre évoluant directement; tantôt la division d'une seule cellule interne ne se produit que d'un seul côté, et l'on a alors trois premiers tubes criblés d'un côté, et deux seulement du côté opposé. C'est ainsi que, dans l'exemple représenté (fig. 20), on trouve trois premiers tubes criblés à droite, et deux premiers tubes criblés à gauche. Cette irrégularité se rencontre chez les diverses espèces du genre *Pteris*, dont j'ai pu étudier le développement, en particulier dans le *P. Bauxi*; dans cette plante, les premiers tubes criblés demeurent très longtemps en dehors de l'arc formé par les autres tubes criblés qui leur font suite, dans le cours du développement. Les cellules périphériques, superposées à ces premiers tubes criblés, restent moins épaisses que les autres cellules périphériques voisines. Les nouveaux tubes criblés se différencient, aux dépens des cellules provenant des cloisonnements nombreux de la région moyenne, et en particulier aux dépens de ces cellules situées au contact de l'assise périphérique du secteur libérien voisin. On a bientôt, pour chaque faisceau, huit tubes criblés, par exemple quatre premiers d'origine périphérique formant un arc de cercle, et quatre nouveaux, ayant une origine moyenne, et formant un arc de cercle, de rayon beaucoup plus court, qui se raccorde avec le précédent par un cran très marqué.

A une époque plus avancée du développement, les premiers tubes criblés s'atrophient, puis deviennent plus ou moins indistincts. Les cellules périphériques qui leur sont superposées s'épaississent, au contraire, de façon à égaler la taille des autres cellules périphériques, et dès lors, la disposition asymétrique du début semble avoir complètement disparu. Les nouveaux tubes criblés forment un arc continu, dans les deux secteurs libériens, et cet arc est entouré par

une couronne de grandes cellules d'apparence semblable.

Cette asymétrie originelle peut d'ailleurs être effacée, d'une manière plus efficace et surtout plus précoce. On constate en effet que le secteur libérien, voisin du secteur qui produit d'ordinaire les premiers tubes criblés, peut se comporter de la même façon et donner aussi par dédoublement de sa région périphérique des premiers tubes criblés qui forment un arc continu avec les précédents. Dans certains cas, ce développement symétrique des deux secteurs libériens voisins se fait des deux côtés à la fois ; dans d'autres cas, il ne se produit que d'un côté seulement.

Didymochlæna lunulata (fig. 21, 22, Pl. IV). — Le nombre des cellules entrant dans la constitution de cette racine est assez considérable, aussi la marche du cloisonnement, surtout en ce qui concerne la région moyenne de sa stèle, est-elle assez compliquée. Chacun des six secteurs divise sa portion externe par plusieurs cloisons tangentielles en un certain nombre d'assises (D_1, fig. 21), et sa portion interne ou stélique en trois régions concentriques dans les grands secteurs (S_1, S_2, S_3) ainsi que dans le petit secteur ligneux (s_1). Dans les deux petits secteurs libériens (s_3, s_2) il se sépare de même une région périphérique, mais la région centrale est souvent séparée de la région moyenne par une cloison oblique et non pas tangentielle. On ne peut distinguer ici les faisceaux ligneux (s_1, S_3) par leur taille, car elle est peu différente de la taille des autres secteurs, mais ce qui permet toujours de les reconnaître, c'est la subdivision régulière qu'ils présentent toujours dès le début en trois régions superposées par des cloisons nettement tangentielles ; tandis que les deux petits secteurs libériens opposés aux deux autres grands secteurs, même quand ils possèdent la subdivision de leur portion stélique en trois régions, ne présentent jamais leur cloison interne en direction aussi nettement tangentielle.

L'assise endodermique se divise en prenant une cloison radiale dans chacune des cellules des secteurs libériens.

Les secteurs ligneux présentent aussi ce cloisonnement radial, mais plus tard seulement. Dans le cas où la cellule endodermique primitive que l'on considère doit devenir la cellule mère d'une radicelle, elle demeure indivise pendant un temps très long et est par suite facile à distinguer en raison de sa grande taille. Le cloisonnement radial se poursuit dans l'endoderme et aboutit à la formation de trente-six cellules, dans une racine prise comme exemple, et toutes ces cellules acquièrent ensuite sensiblement la même forme et la même taille (E, fig. 22).

Quand la région périphérique de la stèle s'est partagée dans chaque secteur en deux parties égales, par une cloison radiale, une de ces parties se dédouble par une cloison tangentielle (*c*, fig. 21), à la fois, dans un grand secteur libérien (S_1) et dans le petit secteur (s_2) qui lui est opposé. C'est comme d'ordinaire la cellule interne ainsi produite qui va donner naissance par sa division radiale aux cellules mères des premiers tubes criblés. En général, il se produit deux cellules mères (*m*, *m*, fig. 21) de chaque côté qui donnent plus tard quatre tubes criblés, mais souvent, surtout dans les petites racines, il ne se forme qu'une seule cellule mère et l'on n'a alors que deux tubes criblés, cette réduction pouvant se produire soit d'un seul côté, soit des deux côtés à la fois.

La cellule externe née du dédoublement tangentiel se divise par une cloison radiale, les cellules périphériques non dédoublées se cloisonnent aussi radialement ; alors les cellules ainsi produites se dédoublent à leur tour chacune par une cloison tangentielle. Il résulte de ces divers cloisonnements la formation d'une couronne, à la périphérie de la stèle, composée de grandes cellules assez régulièrement superposées en deux assises (P, P, fig. 22). Souvent même un autre cloisonnement tangentiel se produit et l'on a une couronne formée de trois assises cellulaires, mais dans ce cas, çà et là, la couronne est réduite à deux assises, ce dernier dédoublement n'ayant pas frappé toutes les cellules du pourtour. C'est cette couronne qui représente ici le

péricycle, et comme les cellules superposées aux premiers tubes criblés demeurent longtemps moins épaisses que les autres, ces premiers tubes (*t*, *t*, *t*, fig. 22), restent comme enchâssés à l'intérieur de cette couronne à laquelle ils se montrent rattachés par cette situation, ainsi qu'on le voit nettement à droite (fig. 22).

Quand ces tubes criblés ont acquis leur maximum de différenciation, leur paroi est très épaissie et leur forme tend à s'arrondir, surtout à l'intérieur. Après, de nouveaux tubes criblés se différencient aux dépens des cellules sous-péricycliques des deux secteurs libériens voisins, et leur ensemble forme une bande largement étalée; puis d'autres cellules plus internes se transforment à leur tour pour accroître en épaisseur chaque faisceau libérien. Par suite des progrès de ce développement, les premiers tubes criblés (*t*, *t*, *t*) s'atrophient, et il arrive un état où il faut quelque attention pour retrouver leur trace qui n'existe plus que sous forme d'une ligne, plus épaisse que les autres, qui indique la superposition de leurs membranes. On voit cette ligne s'étendre de part et d'autre à mesure que les autres tubes criblés s'atrophient à leur tour. Les cellules péricycliques au contraire conservent leur grande taille et surpassent, surtout en épaisseur, les cellules endodermiques qui ont une forme aplatie.

Nephrolepis exaltata (fig. 23, Pl. IV). — La marche du cloisonnement de cette racine rappelle beaucoup celle que nous avons décrite dans le *Lygodium scandens*. Ici l'écorce interne (D_1, fig. 23) se compose de plusieurs assises et les deux secteurs ligneux ont une étroitesse comparable à celle que l'on trouve dans les Polypodes. La portion périphérique de la stèle se partage par une cloison radiale, dans chaque secteur et la moitié périphérique d'un grand secteur libérien (S_1) se dédouble tangentiellement (c_1, fig. 23) pour donner, vers l'intérieur, la cellule mère des premiers tubes criblés, tandis que le même dédoublement a lieu dans le petit secteur opposé (s_2). Certaines cellules périphériques

peuvent prendre encore une cloison radiale, mais elles ne se divisent pas tangentiellement.

D'ailleurs, les cellules superposées aux cellules mères demeurent moins épaisses que les autres cellules périphériques, et cela permet de constater aisément qu'elles n'ont pas la même valeur que les cellules non dédoublées. Chaque cellule mère se partage par une cloison radiale en deux cellules égales qui évoluent directement en tubes criblés. Ces premiers tubes, quand ils ont atteint leur maximum de différenciation, offrent une paroi épaissie surtout aux angles, ce qui augmente encore l'aspect arrondi qu'ils présentent.

Quelquefois l'une des cellules nées par cloisonnement radial de la cellule mère, au lieu de se différencier directement, se divise à son tour, par une cloison radiale, en deux cellules qui deviennent des tubes criblés et cela fait trois tubes criblés côte à côte. Les nouveaux tubes criblés qui s'ajoutent aux précédents, pour compléter le faisceau libérien, se différencient aux dépens des cellules de la région moyenne qui se trouvent en dedans des cellules périphériques du second secteur et de proche en proche à partir des précédents.

Alsophila australis (fig. 24, 25, Pl. IV). — Cette plante présente un mode de formation des premiers tubes criblés qui diffère de celui qui caractérise la plupart des Fougères.

La production des six secteurs a lieu comme d'ordinaire, la portion externe de chacun d'eux correspond à l'écorce interne (D_1, fig. 24), qui présente, d'assez bonne heure, un grand nombre d'assises parmi lesquelles l'endoderme et l'assise sus-endodermique ne se distinguent ni par la taille ni par la forme de leurs cellules. Les secteurs ligneux (s_1, S_3) sont reconnaissables par la division de leur portion stélique en trois régions nettement superposées ainsi que par leur étroitesse plus grande. Quand la région périphérique s'est divisée dans chaque secteur par une cloison radiale, l'une des parties ainsi formées dans le grand secteur droit (S_2) se dédouble par une cloison tangentielle (*c*, fig. 24), et la

moitié périphérique contiguë, appartenant au petit secteur droit (s_2), se dédouble de même par une cloison tangentielle (c, fig. 24). Chacune des deux cellules internes ainsi produites se partage, par une cloison radiale, en deux cellules égales qui sont autant de cellules mères (m, m) des premiers tubes criblés, ce qui donne quatre cellules mères dont deux appartiennent au grand secteur droit (S_2) et deux au petit secteur voisin (s_2). Les deux secteurs libériens opposés (s_3, S_1) se comportent exactement de la même manière, et l'on a, de chaque côté, quatre cellules mères placées symétriquement par rapport aux secteurs ligneux. Ce cloisonnement est achevé à gauche (fig. 24), tandis que la cloison radiale n'a pas encore séparé les deux cellules mères dans le grand secteur droit (S_2). Pendant que se forment ces cellules mères, les cellules qui leur sont superposées se divisent par une cloison radiale (a, fig. 17), les autres cellules périphériques non dédoublées en font autant et il y a alors quatre cellules périphériques dans chaque secteur. Quelquefois il se fait d'autres cloisons radiales et certains secteurs libériens présentent alors cinq ou six cellules périphériques situées côte à côte. Mais il arrive aussi que ce nombre est inférieur à quatre, par suite d'une réduction des cloisons radiales ; cela se voit souvent pour l'un ou l'autre des secteurs ligneux en particulier. Les cellules périphériques superposées aux cellules mères demeurent d'ordinaire simples, tandis que les autres se dédoublent, par une cloison tangentielle, chacune en deux cellules superposées et acquièrent ensemble une grande épaisseur.

Les cellules mères se divisent par une cloison radiale chacune en deux cellules égales et l'on a, de chaque côté, huit cellules disposées en un arc continu qui se différencient en autant de tubes criblés (t, t, t, t, t, t, t, t, fig. 25). Chaque arc est coupé en son milieu par le diamètre horizontal, et ses extrémités sont à égale distance des deux secteurs ligneux. Quand ces tubes ont acquis leur maximum de différenciation, ils sont des plus faciles à distinguer.

Leur membrane est fortement épaissie, surtout aux angles, et leur taille, égale à celle des cellules de la région moyenne qui les touchent, est beaucoup plus petite que la taille des cellules de la région périphérique qui les entourent. Bien plus, cet arc de tubes criblés paraît encastré dans la couronne périphérique des grandes cellules. En raison de cette disposition, l'origine périphérique des premiers tubes criblés se trouve indiquée pendant toute leur existence.

Le mode de développement normal que nous venons de décrire se relie aux cas accidentels que nous avons signalés dans la racine de *Pteris serrulata* par exemple, mais il n'est pas le seul que l'on observe dans la racine de l'*A. australis*. En effet, dans beaucoup de cas, et fréquemment dans les grosses racines, les cellules nées par le cloisonnement radial des cellules mères au lieu de se différencier directement en tubes criblés subissent un dédoublement tangentiel, puis les deux cellules produites se partagent également par une cloison radiale et ce sont ces quatre cellules disposées en croix qui évoluent en autant de tubes criblés. On peut voir cette production dans le grand secteur droit (S_2, fig. 25) où les deux cellules internes (M, M) donnent chacune quatre tubes criblés en croix. En résumé, à la place d'un tube criblé produit à la manière ordinaire, on a quatre tubes criblés. Il est vrai que dans ce cas le nombre des cellules mères peut être moins élevé; il en résulte néanmoins la production simultanée d'un plus grand nombre de futurs tubes criblés, disposés sur deux assises superposées formant un arc régulier. Dans ce cas, ce sont les cellules de l'assise externe qui se différencient d'abord en autant de tubes criblés, puis ensuite les cellules de l'assise interne. Tous ces tubes ont la même origine périphérique, et les nouveaux tubes qui vont se différencier en dedans et sur les côtés de cet arc, pour compléter le faisceau libérien, prennent naissance aux dépens de la région moyenne.

Si l'on suit le développement dans une racine grêle, on

rencontre souvent un développement asymétrique des premiers tubes criblés, au moyen du dédoublement tangentiel d'une seule cellule périphérique de chaque côté. C'est le cas ordinaire dans les autres Fougères, déjà étudiées, où l'arc des premiers tubes criblés est produit par un seul secteur. Il peut toutefois subsister cette particularité que les tubes criblés ainsi produits, aux dépens de l'assise périphérique d'un seul secteur pour chaque faisceau, soient disposés suivant deux assises superposées.

Osmunda palustris (fig. 26, Pl. IV). — La racine de cette plante appartient à un type fort différent du type rencontré chez toutes les autres Fougères étudiées précédemment. Cette différence résulte des variations de forme que présente la cellule initiale. Au lieu d'avoir la forme tétraédrique si caractéristique que possède la cellule initiale chez la plupart des Cryptogames vasculaires, cette initiale a une forme pentaédrique ou hexaédrique plus ou moins irrégulière. Aussi les segments qu'elle produit sont plus nombreux et leur alternance n'offre aucune régularité susceptible d'être décrite. Par conséquent, il nous faut renoncer à suivre les divers cloisonnements qui, partant de la cellule initiale, donnent naissance aux premiers tubes criblés et il faut nous borner à signaler le développement de ces éléments à partir du moment où les premières phases de leur différenciation nous permettent de les reconnaître. Sur les coupes transversales, menées à partir du sommet, on constate de bonne heure la présence d'une large bande diamétrale traversant la stèle qui correspond aux secteurs ligneux des autres Fougères. Cette bande est formée de cellules beaucoup plus grandes que les autres, surtout dans la région centrale. La région périphérique de la stèle est formée de cellules assez grandes et dont la forme aplatie suivant le rayon fait passer, presque sans transition, aux cellules tabulaires de l'écorce interne. C'est au contact de ces cellules aplaties que se différencient les premiers tubes criblés qui acquièrent rapidement leur maximum de différenciation. A cet état,

ces tubes (*t*, *t*, fig. 26) sont disposés en une assise assez régulière, et leur nombre, variable d'une racine à l'autre, est, dans l'exemple choisi, de neuf d'un côté et de huit seulement de l'autre côté. Leur forme très irrégulière est aplatie suivant le rayon et leur paroi est peu épaissie. Parfois les cellules péricycliques se dédoublent, par une cloison tangentielle, en deux cellules superposées, mais certaines d'entre elles ne se dédoublent pas (P), de telle sorte que le péricycle se montre d'ordinaire irrégulier dans son épaisseur.

Ophioglossum vulgatum (fig. 27, 28, 29, Pl. V). — La racine de l'*O. vulgatum* se rapproche de la racine de l'*Osmunda palustris* en ce qui concerne la manière dont elle édifie son méristème terminal. La cellule initiale n'a pas non plus la forme tétraédrique qui existe dans la plupart des Fougères. Elle présente un plus grand nombre de faces internes, et les segments auxquels elle donne naissance ne conservent pas une autonomie qui se puisse mettre en évidence avec certitude. Aussi, pour cette raison, ne pouvons-nous suivre la marche du cloisonnement qui conduit de la cellule initiale au premier tube criblé. C'est là une lacune, comparable à celle qui existe dans le développement de la plus grande partie des Phanérogames, et qui est en partie causée par ce fait que les premiers segments formés, étant plus nombreux, sont aussi plus variables dans leur nombre et dans leur forme.

Les premiers cloisonnements donnent naissance chez l'*O. vulgatum* à un méristème qui présente dans la région stélique une assez grande homogénéité (fig. 27). Sur les coupes transversales, la limite entre l'écorce et la stèle est d'abord assez peu distincte, malgré la différence de taille que présentent les cellules de ces deux régions. Bientôt, on constate que plusieurs cellules voisines cessent de se cloisonner, tant dans le plan transversal que dans les autres plans. Ces cellules sont situées vers la périphérie de la stèle et elles acquièrent une assez grande longueur et un diamètre notablement supérieur au diamètre des autres éléments de la stèle. Elles ont une forme

polygonale avec un grand nombre de côtés, mais leur paroi demeure mince, sans différenciation spéciale apparente, de sorte que si on les distingue des autres cellules à ce moment, c'est surtout par leur plus grande taille.

Au niveau de la racine correspondant à la base de la coiffe, ces cellules sont disposées en une assise formant un arc, d'un seul côté de la stèle, et leur taille (*t*, fig. 28) est à peu près double de la taille des autres cellules stéliques. Il y a d'abord trois ou quatre de ces grandes cellules qui vont se différencier lentement pour donner directement les premiers tubes criblés.

Tandis que chez les Fougères les premiers tubes criblés acquièrent très rapidement leur maximum de différenciation, ces tubes sont individualisés depuis longtemps comme tels, sans avoir encore acquis le maximum de différenciation dont ils sont susceptibles. C'est seulement après que les vaisseaux sont bien différenciés (*v*, fig. 29) qu'on constate l'épaississement très marqué de leur paroi (*t*, fig. 29), et cet épaississement augmente jusqu'à une époque avancée du développement de la racine. Il affecte la plus grande partie de la paroi des tubes ménageant de nombreuses ponctuations correspondant aux plages criblées. Sur toute leur paroi, aussi bien sur les faces transversales ou obliques que sur les faces longitudinales, on voit des plages criblées.

Ces plages sont de forme ovalaire ou plus souvent elliptiques dans lesquelles se trouvent assez régulièrement espacés des pores très distincts; elles sont disposées sur les parois longitudinales, de façon que leur grand axe soit transversal par rapport à la longueur du tube, et elles sont très rapprochées les unes des autres.

Pendant que se poursuit la différenciation de ces grands tubes criblés, d'autres tubes criblés situés de part et d'autre des précédents se différencient à leur tour, mais ces nouveaux tubes demeurent toujours plus étroits. Ensemble, tous ces tubes forment un arc très étalé dans le sens tangentiel et directement entouré par l'endoderme. Sur la face interne

de cet arc se trouvent des cellules qui, à leur tour, se différencient en tubes criblés, augmentant en épaisseur le faisceau libérien unique, comme l'on sait, chez cette plante.

Botrychium lunaria (fig. 30, 31, 32, Pl. V). — La racine du *B. lunaria* s'édifie comme celle de la plupart des Fougères aux dépens d'une seule cellule initiale, et si l'on suit la marche du cloisonnement sur des coupes longitudinales, on ne constate pas de grandes différences avec l'aspect présenté par une Fougère. Mais si l'on étudie ce cloisonnement sur les coupes transversales, on voit de suite que la marche du cloisonnement ne rappelle que de loin la division en un petit nombre de segments alternant avec la régularité que nous avons tant de fois décrite. Cette différence, comme dans l'*Osmunda* et l'*Ophioglossum*, tient à ce que la cellule initiale ne possède pas une forme tétraédrique et que ses faces internes plus nombreuses détachent un plus grand nombre de segments qui ne conservent pas, pendant tout le développement de la racine, l'autonomie qu'ils présentent dans le *Lygodium scandens*, par exemple. A une faible distance du sommet, la marche du cloisonnement rappelle beaucoup l'aspect que nous trouvons dans une Gymnosperme ou dans une Angiosperme. Au centre de la racine, dans la portion correspondant à la stèle, se voient des cellules de taille petite, polygonales, semblables entre elles, se cloisonnant activement en divers sens et parmi lesquelles, comme chez l'Ophioglosse, on ne peut pas distinguer à l'avance celles qui deviendront les cellules mères des premiers tubes criblés (fig. 30).

Bien plus, dans les segments issus de la cellule initiale, la séparation de la portion stélique et de la portion corticale n'est pas marquée d'une façon plus distincte que la séparation des autres régions ; aussi ne peut-on, au début, délimiter avec toute certitude la stèle de l'écorce, quoique les cellules stéliques, dans leur ensemble, sont isodiamétriques, tandis que les cellules corticales sont plus grandes, de forme tabulaire et disposées en files radiales vers l'intérieur.

C'est aux dépens de l'assise périphérique de la stèle que se différencient les premiers tubes criblés (*t*, fig. 31). Ces tubes, quand ils ont acquis leur maximum de différenciation, ont une taille un peu plus petite que les éléments qui les avoisinent ; leur forme polygonale est irrégulière et entre eux ils peuvent présenter d'assez grandes différences, dans leur forme, et dans leur taille qui peut varier de l'un à l'autre du simple au double. Ce sont là des variations que l'on ne rencontre point d'ordinaire chez les Fougères où les premiers tubes criblés régulièrement accolés l'un à l'autre présentent même taille et souvent aussi même forme. Ces premiers tubes criblés ont leur paroi fortement épaissie et possèdent à un degré élevé les modifications caractéristiques des tubes criblés (*t*, fig. 32). Ils sont disposés en une assise, d'allure irrégulière, formant un arc très étalé dans le sens tangentiel quand la racine possède deux faisceaux libériens, comme c'est le cas le plus fréquemment réalisé ; mais quand elle présente trois faisceaux libériens, chaque arc est beaucoup moins étalé et les premiers tubes criblés qui forment chacun d'eux sont moins nombreux. Quand la racine est grosse et ne possède que deux faisceaux libériens, l'arc formé par les premiers tubes criblés est très étalé et çà et là deux tubes criblés peuvent être séparés l'un de l'autre par une cellule non différenciée qui demeure à l'état de conjonctif. Rapidement, de nouveaux tubes criblés se différencient aux dépens des cellules situées en dedans des précédentes et épaississent le faisceau libérien. Cet épaississement du faisceau libérien, dans le sens radial, est plus précoce et plus grand dans le cas où la racine possède trois faisceaux libériens.

Pendant que se poursuit la différenciation des premiers tubes criblés que nous venons d'indiquer, certaines des cellules qui les entourent vers l'extérieur et qui appartiennent à l'assise interne de l'écorce, par conséquent à l'endoderme, se dédoublent par une cloison tangentielle, et c'est la cellule externe, provenant de chacun de ces dédoublements, qui

prend seule les plissements caractéristiques sur ses faces latérales et transversales. D'autre part, les premiers vaisseaux qui se différencient sont séparés de l'endoderme primitif par l'assise périphérique de l'écorce, c'est-à-dire par la même assise qui a donné naissance aux premiers tubes criblés et qui mérite bien par conséquent le nom de péricycle qu'on lui donne. Il résulte de ces diverses modifications que la racine, à une époque avancée de son développement, présente : de dehors en dedans, la disposition suivante : une assise munie des plissements caractéristiques de l'endoderme (E, fig. 32), une assise d'origine mi-partie stélique, mi-partie corticale, dont presque toutes les cellules sont restées à l'état de conjonctif, et en dedans : deux faisceaux libériens et deux faisceaux ligneux alternes. On désigne d'ordinaire l'assise plissée sous le nom d'endoderme et l'on appelle péricycle l'assise qui la sépare des faisceaux libériens et ligneux. Or, d'après le développement, cette interprétation doit s'appliquer seulement à la portion supraligneuse, tandis que la portion supralibérienne appartient tout entière à l'écorce, puisqu'elle provient, ainsi que nous venons de le voir, du dédoublement tangentiel de l'endoderme primitif, et par conséquent ne peut pas être appelée péricyclique.

Quelquefois même les cellules de l'endoderme primitif, situées en dehors des faisceaux libériens, peuvent produire trois cellules superposées par deux cloisonnements tangentiels successifs, et comme ce sont encore les cellules externes (E, fig. 32) provenant de ce cloisonnement qui acquièrent les plissements caractéristiques, la région pseudo-péricyclique se trouve composée de deux assises, comme on le voit en dehors du faisceau libérien gauche (E', E'', fig. 32). Or, le plus souvent, on indique la racine du *B. lunaria* comme dépourvue d'assise péricyclique en dehors des faisceaux libériens, cette assise existant seulement en dehors des faisceaux ligneux. Mais alors on figure l'assise plissée au contact des tubes criblés. Quand on y regarde de très près, on constate, en effet, que dans la plu-

part des cas certains des tubes criblés se trouvent directement au contact des cellules plissées.

D'autre part, comme c'est le tube criblé le plus externe qui fixe d'ordinaire l'épaisseur du péricycle, puisque ce tube criblé touche l'endoderme, on en conclut que le péricycle n'existe pas, et ne tenant aucun compte des cellules internes provenant du dédoublement de l'endoderme, on supprime toute cellule de parenchyme entre le faisceau libérien et l'assise plissée. Or c'est là une suppression que nous n'avons jamais trouvée complètement réalisée.

En décrivant les différentes phases du développement, nous avons vu que certaines cellules de l'endoderme se dédoublent, mais les autres ne se dédoublent pas. Celles qui se dédoublent sont toujours situées en dehors des faisceaux libériens et correspondent à leur portion médiane. Mais en face des extrémités de ces faisceaux, les cellules endodermiques le plus souvent ne se dédoublent pas, de telle sorte que les premiers tubes criblés situés aux extrémités du faisceau libérien demeurent en contact avec l'endoderme primitif non dédoublé.

C'est surtout dans le cas où il y a trois faisceaux libériens que l'on peut constater les variations les plus grandes en ce qui concerne la séparation des premiers tubes criblés et de l'assise plissée. En effet, dans un exemple pris au hasard, l'assise plissée n'est séparée complètement de tous les tubes criblés dans aucun des trois faisceaux libériens ; en face de l'un deux, une seule cellule endodermique s'est dédoublée, tandis qu'en dehors des trois faisceaux ligneux l'assise plissée est séparée par une assise qui est un véritable péricycle.

Azolla filiculoides (fig. 33, 34 et 35, Pl. V). — La formation des tubes criblés dans la racine de cette plante est particulièrement intéressante. Son étude nous a conduit à des résultats (1) qui ont eu pour effet de modifier l'interprétation donnée aux différentes régions de la racine par les auteurs

(1) G. Chauveaud, *Sur la structure de la racine de l'Azolla* (Bull. du Mus. d'Hist. nat., 1901, p. 366).

précédents. Cette racine a été étudiée en particulier par Strasburger qui a consacré une monographie au genre *Azolla* (1), puis par M. Van Tieghem dans son mémoire si considérable sur l'origine et le développement des racines (2). Ces auteurs n'avaient pas en vue spécialement le mode de formation des premiers tubes criblés dont la connaissance exacte peut seule permettre d'interpréter avec certitude la composition de la stèle. Cela explique comment ces deux savants, de si grande autorité, ont pu donner des descriptions différentes de cette racine dont nous allons suivre le développement.

La cellule initiale produit, sous la coiffe, trois segments qui, après avoir détaché l'écorce externe, partagent leur portion interne en six secteurs semblables, au début, par une cloison exactement radiale. Chaque secteur se divise par une cloison tangentielle (I, fig. 33) en une portion externe ou corticale interne et une portion interne ou stélique.

Cela partage la racine en trois régions superposées d'épaisseur à peu près égale. Ces trois régions se dédoublent chacune par une cloison tangentielle en deux assises, de telle sorte que la racine, sous la coiffe, est constituée alors par six assises concentriques groupées ainsi de dedans en dehors : deux assises stéliques, deux assises corticales internes et deux assises corticales externes.

Nous ne suivrons ici que le développement des deux assises stéliques.

En comparant la marche du cloisonnement avec celle que nous avons établie dans les Fougères, nous voyons que chaque secteur stélique se trouve divisé en une région périphérique et une région interne. Cette dernière ne s'étant subdivisée dans aucun des six secteurs pour donner une région moyenne et une région centrale.

Les six secteurs étant de même taille, nous ne pouvons

(1) Ed. Strasburger, *Ueber Azolla*. Iena, 1873.

(2) *Recherches comparatives sur l'origine des membres endogènes dans les plantes vasculaires* (Ann. des Sc. nat., 7e série. t. VIII, p. 544).

jusqu'ici essayer d'orienter les coupes comme dans les cas précédents. Bientôt après, la région périphérique de l'un des secteurs se partage, en deux cellules à peu près égales, par une cloison radiale (*p*, fig. 33). Ce même cloisonnement se fait, dans le secteur opposé au précédent, ce qui porte à huit le nombre des cellules périphériques.

Un peu plus tard, une cloison oblique (*f*, fig. 33) partage, en deux cellules très inégales, la région interne de deux autres secteurs opposés entre eux et les deux cellules inégales ainsi produites se transformeront ultérieurement en deux vaisseaux. On peut donc désormais appeler secteurs ligneux les deux secteurs (s_1, S_3) qui présentent ce cloisonnement oblique de leur région interne, et nous pouvons orienter les coupes, de telle façon que, l'un des deux secteurs ligneux (s_1) étant supérieur et médian, l'un des secteurs cloisonnés radialement dans sa région périphérique (S_1) se trouve à gauche et au-dessus du diamètre horizontal.

Telle est la marche du cloisonnement, dans cette racine, qui aboutit en définitive à la formation de huit cellules pour la région interne, entourées de huit cellules périphériques disposées en une seule assise. Si j'insiste sur le nombre de ces éléments, c'est qu'il s'est montré constant dans toutes les racines d'*Azolla* que j'ai examinées.

La première différenciation que l'on constate, parmi ces cellules stéliques, est offerte par la petite cellule triangulaire (*v*, fig. 34), formée par le cloisonnement oblique de la région interne. Cette petite cellule s'arrondit, en restant toujours très étroite, et s'allonge suivant l'axe de la racine sans jamais se cloisonner; puis sa paroi longitudinale acquiert des épaississements spiralés et annelés et elle devient le premier vaisseau. La petite cellule triangulaire, opposée à la précédente, se transforme pareillement en un autre vaisseau.

La transformation de ces premiers vaisseaux est très hâtive, ainsi que le confirment les coupes longitudinales; elle précède la différenciation des premiers tubes criblés et constitue ainsi une exception à la loi générale que nous avons

pu énoncer après avoir étudié le développement des premiers tubes criblés dans la racine des divers groupes de plantes vasculaires (1). Quelque temps seulement après la lignification de ces vaisseaux, le tube criblé (t, fig. 34) se différencie aux dépens de la cellule périphérique située dans le secteur gauche, au-dessus du diamètre horizontal, et la même différenciation s'opère dans le secteur droit pour la cellule située au-dessous de ce même diamètre. Cette cellule, après le cloisonnement radial de la région périphérique qui lui a donné naissance, s'allonge suivant l'axe, puis se divise, par une cloison située dans un plan transversal, d'abord en deux, puis chaque cellule ainsi produite se divise, par une autre cloison transversale, en deux, ce qui donne en définitive quatre cellules ainsi disposées en file sur les coupes longitudinales. Chacune de ces cellules s'allonge, sans se cloisonner davantage, et acquiert peu à peu les modifications spécifiques qui caractérisent le tube criblé.

A cette phase de son développement (fig. 34), la racine de l'*Azolla* possède donc deux faisceaux ligneux et deux faisceaux libériens, formés chacun d'un seul vaisseau (v) et d'un seul tube criblé (t). Ces faisceaux sont disposés en alternance, conformément à la disposition typique générale de la racine. Cet aspect typique, qui a précisément échappé jusqu'ici, est en effet assez fugace, ainsi que nous allons le voir. Mais auparavant il convient de remarquer que, si les faisceaux ligneux sont alternes avec les faisceaux libériens, ils ne se trouvent point cependant à égale distance entre eux. En effet, le secteur ligneux supérieur (s_1), par exemple, touche le secteur libérien gauche (S_2), mais il est séparé du secteur libérien droit (s_2) par un secteur non encore différencié (S_2). Il y a à cette disposition une sorte de compensation qu'il peut être intéressant de signaler, c'est que, si le secteur ligneux supérieur (s_1) touche le secteur libérien gauche (S_1), son premier vaisseau (v) est par contre plus éloigné du premier tube criblé gauche qu'il ne l'est du tube criblé droit dont il est cependant séparé par un secteur entier (S_2).

Bientôt la grande cellule sœur du premier vaisseau se transforme en un second vaisseau. Chacun de ces seconds vaisseaux (V, V, fig. 35) acquiert peu à peu un grand diamètre, refoule vers la périphérie les cellules de la région interne demeurées indivises. Il en résulte une modification complète de la disposition rayonnée que présentait cette racine au début de son développement (fig. 33).

Pendant que se différencient ainsi les seconds vaisseaux (V, V), des plissements caractéristiques apparaissent sur les parois radiales et latérales des cellules de l'assise (E, fig. 35) qui entoure l'assise périphérique de la stèle, et cela confirme bien le nom d'endoderme que la marche du développement nous avait déjà permis de lui accorder. Ces plissements qui avaient échappé à Strasburger, ont été indiqués d'abord par M. Van Tieghem (1). Cet endoderme, ainsi caractérisé, entoure une stèle qui se compose, en définitive, de deux faisceaux libériens, formés chacun d'un tube criblé qui a présenté seul, lors de son maximun de différenciation, l'aspect caractéristique particulier à ces éléments, et de deux faisceaux ligneux, comprenant chacun un petit et un grand vaisseau. Il y a en outre, de chaque côté, deux cellules qui semblent demeurer à l'état de conjonctif et qui appartiennent l'une à la région interne du secteur libérien, l'autre à la même région du secteur voisin, non différencié ici, mais qui ailleurs contribue aussi à la formation du faisceau libérien.

Marsilia Drummondii (fig. 36, 37, 38 et 39, Pl. V; fig. 40, 41, 42, 43, 44, 45, 46 et 47, Pl. VI). — Le développement de la racine des *Marsilia* nous est bien connu depuis longtemps : c'est une des plantes qui se prête le mieux aux recherches, en raison du petit nombre des cellules dont se compose sa racine et de la grandeur relative qu'elles présentent. Parmi les nombreux travaux qui l'ont fait connaître, je citerai tout particulièrement le mémoire de Russow (1), dans lequel cet auteur suit pas à pas la marche du cloisonnement, depuis la

(1) *Loc. cit.*

cellule initiale jusqu'à l'édification complète de la racine. Sa description, tout à fait remarquable, doit être encore acceptée pour la plupart des éléments de cette racine. Toutefois, en ce qui concerne les premiers tubes criblés, dont nous nous occupons tout spécialement dans le présent travail, nous avons constaté que sa description doit être rectifiée, et, afin de bien préciser l'origine de ces tubes, nous allons décrire le développement des divers éléments, à partir de la cellule initiale, et suivre leurs modifications jusqu'à la racine adulte.

Les premiers cloisonnements conduisent à la formation de six secteurs, dont trois plus petits (s_1, s_2, s_3, fig. 40) alternent régulièrement avec les trois autres (S_1, S_2, S_3). Chaque secteur se divise, par une cloison tangentielle, en une portion externe ou corticale externe, et une portion interne ou stélique qui se subdivise, par une autre cloison tangentielle (I), en une portion externe ou corticale interne et une portion interne ou stélique. Laissant de côté la portion corticale qui a été exactement décrite, nous suivrons seulement le développement de la portion stélique. Dans chacun des six secteurs se montre une cloison tangentielle (II, fig. 41) qui sépare, vers l'extérieur, une région que nous avons appelée périphérique chez les Fougères, puis une seconde cloison tangentielle (III, fig. 41) paraît en dedans de la première, séparant une région moyenne et une région centrale. Cette seconde cloison ne se forme d'abord que dans les trois grands secteurs, mais un peu plus tard elle apparaît aussi dans l'un des petits secteurs (s_1, fig. 42) qui correspond à celui que nous appelons le petit secteur ligneux.

La région périphérique se subdivise par une cloison radiale (p, fig. 42) qui s'établit dans chaque secteur. Dans les secteurs ligneux (s_1, S_3) cette cloison est placée au milieu de la région périphérique ; dans les secteurs libériens, elle est plus rapprochée du diamètre vertical que du diamètre horizontal, par conséquent elle divise la région externe de chacun de ces secteurs en deux cellules inégales. De ces deux cellules, la plus grande se divise plus tard par une autre

cloison radiale qui se fera dans le grand secteur droit (S_2) et dans le petit secteur gauche (s_3), tandis que dans le grand secteur gauche (S_1) et dans le petit secteur droit (s_2) cette grande cellule périphérique se dédouble par une cloison tangentielle (*c*, fig. 42) en deux cellules superposées. Nous reconnaissons là un mode de formation qui nous est habituel, et nous savons déjà que ce cloisonnement tangentiel est la première manifestation apparente, relative aux premiers tubes criblés en particulier. C'est seulement à partir de l'apparition de cette cloison tangentielle (*c*) de la région périphérique, que nous pouvons orienter définitivement nos coupes ; car auparavant nous pouvions bien les placer de façon que le petit secteur ligneux soit supérieur, mais nous ne savions encore lequel des deux grands secteurs libériens devait être placé à droite par exemple. Maintenant, en mettant à gauche le grand secteur muni de cette cloison, nous aurons à droite le petit secteur pareillement dédoublé.

Nous devons faire remarquer une particularité, que nous n'avons pas rencontrée dans les autres Cryptogames vasculaires. En général, chez ces plantes, dans chaque secteur libérien, la cloison radiale partage la région périphérique en deux parties égales, et même, souvent, la partie qui doit être dédoublée tangentiellement est plus petite que l'autre. Dans la Marsilie, c'est l'inverse qui a lieu, comme nous venons de le voir, et même la différence est très grande, ainsi que le montrent les figures 42 et 43.

Des deux cellules provenant du dédoublement tangentiel, l'externe se partage, par une cloison radiale, en deux cellules égales, tandis que l'interne se divise, par une autre cloison radiale (*b*, fig. 43), en deux cellules très inégales ; mais contrairement à ce qui a eu lieu précédemment, c'est la plus petite des deux cellules internes ainsi produites qui est le plus rapprochée du diamètre horizontal (HH') lequel coïncide, comme on sait, avec la ligne de séparation des deux secteurs latéraux. Cette petite cellule contiguë au diamètre horizontal va se différencier et devenir directement le

premier tube criblé (t). Sa grande cellule sœur se divise plus tard, par une cloison radiale (b', fig. 44), en deux cellules égales qui évolueront successivement en tubes criblés (t', t'', fig. 45). La cellule interne, produite par le premier dédoublement tangentiel de la région périphérique, est donc bien une cellule mère du premier tube criblé (t), et une cellule grand'mère des deux autres tubes criblés (t', t''). Le même mode de formation se produit dans le petit secteur droit (s_2), et dans le grand secteur gauche (S_1).

Quand ces cloisonnements sont achevés, la région périphérique de la stèle présente deux arcs, formés d'une seule assise, alternes avec deux arcs composés de deux assises. Il y a six cellules dans chaque arc simple, et deux cellules externes dans chaque arc double, ce qui fait ensemble seize cellules formant à la périphérie de la stèle une assise continue. Cette assise demeure à l'état de conjonctif et c'est elle seulement qui mérite réellement le nom de péricycle (P, fig. 47). En dedans de cette assise se trouvent six autres cellules, groupées trois par trois de chaque côté, qui appartiennent aussi à la région périphérique, mais deviennent autant de tubes criblés (t, t', t'', fig. 44, 45 et 46).

La région moyenne dans chaque secteur ligneux se divise, par une première cloison radiale (g, fig. 42, et k, fig. 43), en deux cellules inégales, puis une seconde cloison radiale (l et r, fig. 43) divise la plus grande des deux cellules précédentes, ce qui donne trois cellules, placées côte à côte, et dont la médiane est un peu plus petite que les deux autres.

Dans le grand secteur droit, une cloison très oblique (f, fig. 42) dédouble incomplètement sa région moyenne en une portion externe petite et une portion interne plus grande. La portion externe se divise, par une cloison radiale (n, fig. 43), en deux cellules qui se différencieront ultérieurement en deux tubes criblés (t_1, t_2, fig. 45). La portion interne se divise par une première cloison radiale, puis par une seconde cloison radiale de façon à donner trois cellules de taille peu différente.

Les mêmes cloisonnements s'accomplissent du côté opposé dans le petit secteur gauche (s_3).

Dans le grand secteur gauche, il se fait une première cloison radiale (*i*, fig. 43), puis plus tard une seconde cloison radiale (*j*, fig. 43); cela fait trois cellules pour sa région moyenne tout entière.

La région moyenne du petit secteur droit se subdivise pareillement en trois cellules placées aussi côte à côte.

La région centrale, représentée seulement dans les trois grands secteurs (S_1, S_2, S_3), qui seuls au début arrivent au centre de la racine, et plus tard aussi dans le petit secteur ligneux (s_1) qui s'en rapproche de plus en plus, ne présente dans la suite aucun cloisonnement. Elle demeure formée par quatre cellules de grande taille qui se différencieront directement en autant de vaisseaux.

Telle est la marche du cloisonnement que l'on peut observer dans une racine de *Marsilie*; elle diffère de celle décrite par Russow, surtout pour la région moyenne et la région périphérique des quatre secteurs libériens, car il attribuait la production des premiers tubes criblés à la région correspondant à celle que nous appelons région moyenne. En ce qui concerne la marche de la différenciation des diverses cellules que nous venons d'énumérer, nous n'aurons que de légères modifications à apporter à la description de Russow (1). Lors de sa formation, le premier tube criblé droit (*t*, fig. 43) appartenant au petit secteur droit (s_2) est situé au-dessous du diamètre horizontal (HH'), tandis que le premier tube criblé gauche (*t*, fig. 43) appartenant au grand secteur (S_1) gauche est situé au-dessus de ce même diamètre. Mais cette disposition inverse originelle tend à disparaître avec les progrès du développement. Chaque premier tube criblé se différencie rapidement, sa paroi transversale prend des ponctuations caractéristiques, tandis que sa paroi longitudinale s'épaissit beaucoup et qu'il acquiert une forme penta-

(1) *Loc. cit.*

gonale irrégulière. Quand il a atteint son maximum de différenciation (t, fig. 44), il s'est insinué par son angle externe entre les deux cellules péricycliques voisines, et est arrivé à se placer vis-à-vis de leur intersection, de telle sorte qu'elles paraissent lui être superposées également. Il résulte de cette intercalation que chaque premier tube criblé est maintenant situé sur le diamètre horizontal, par conséquent dans une position symétrique par rapport aux deux secteurs ligneux.

A ce moment, le second tube criblé (t', fig. 45), provenant de la division radiale de la cellule sœur du premier, commence à se différencier. En même temps que lui ou peu après se différencie pareillement le tube criblé (t_1), situé de l'autre côté du premier, qui a une origine différente des deux précédents, puisqu'il provient de la région moyenne du secteur voisin. Chacun de ces seconds tubes criblés (t', t_1) subit peu à peu les modifications caractéristiques qui sont encore plus accentuées que pour le premier, et, quand il a atteint son maximum de différenciation (fig. 45), sa taille est plus grande, sa forme hexagonale irrégulière est élargie dans le sens tangentiel et sa paroi est plus fortement épaissie. Enfin, les troisièmes tubes criblés (t'', t_2), situés de part et d'autre des précédents, se différencient à leur tour, de la même manière. Pendant que s'accomplissent ces modifications, les deux cellules péricycliques, provenant du dédoublement tangentiel et superposées aux tubes criblés (t, t', t''), s'accroissent, suivant le rayon, et acquièrent la même épaisseur que les cellules périphériques non dédoublées, de façon à former avec elles une assise homogène qui paraît désormais avoir partout la même valeur. Par suite, les tubes criblés qui sont en dedans de ces cellules non dédoublées se trouvent maintenant sur le même arc de cercle que les premiers formés.

Le premier tube criblé (t) perd peu à peu ses caractères particuliers, sa paroi s'amincit, son diamètre décroît et quand les troisièmes tubes criblés (t'', t_2) sont à la phase de leur maximum de différenciation, ce premier tube a perdu tous ses caractères. Puis les seconds tubes criblés (t', t_1),

entrent à leur tour en voie de régression. Enfin les troisièmes tubes (t'', t_2) subissent aussi la même régression, après que se sont différenciés les quatrièmes tubes criblés (T, fig. 46). Ces derniers se forment, aux dépens des cellules qui correspondent à toute l'épaisseur de la région moyenne, et ils sont tous quatre comparables entre eux, aussi bien par leur origine que par leur situation.

A cette phase du développement (fig. 46), le premier (t), les seconds (t', t_1) et les troisièmes tubes criblés (t'', t_2) de chaque côté ne se montrent plus que comme des tubes étroits à paroi mince, de forme irrégulièrement arrondie, insérés vers l'extérieur, chacun entre deux cellules périphériques et vers l'intérieur, chacun également entre deux cellules de la région moyenne. Au lieu de se toucher les uns les autres, en un arc continu, comme précédemment, ils sont complètement séparés l'un de l'autre, par les cellules péricycliques et par les cellules sous-jacentes qui sont peu à peu arrivées au contact les unes des autres. C'est sans paraître exercer sur eux une pression déformante, que ces deux sortes de cellules prennent, peu à peu, la place occupée d'abord par les tubes criblés.

La résorption de ces tubes criblés se poursuit ; leur membrane même, complètement digérée, disparaît et, au niveau de la racine, où les vaisseaux sont complètement lignifiés, il ne reste plus d'eux aucune trace (fig. 47). C'est là un des exemples les plus frappants pour constater, à la fois, le grand développement que peuvent prendre les premiers tubes criblés, la courte durée de leur période active et leur complète disparition aussitôt après cette période.

Dans chaque secteur ligneux (s_1, S_3), la différenciation s'accomplit plus tard que dans les secteurs libériens. Les trois cellules de la région moyenne se transforment en autant de vaisseaux, la cellule médiane (v, fig. 47) se différenciant avant les autres et demeurant un peu plus petite.

Ensuite, l'unique cellule de la région centrale devient un quatrième vaisseau (V), de taille plus grande que les trois précédents.

Enfin, plus tard encore, la cellule centrale des deux grands secteurs libériens se différencie aussi en vaisseaux (A, B, fig. 47), qui ont une taille beaucoup plus grande que les autres. Ces deux grands vaisseaux en s'accroissant ont refoulé, en haut et en bas, les deux secteurs ligneux, et maintenant, le centre de la stèle est au milieu de leur paroi mitoyenne, tandis qu'au début il était au point de contact de ces deux éléments et de la cellule centrale du grand secteur ligneux.

C'est surtout cette cellule centrale du grand secteur ligneux qui a été refoulée loin du centre et pendant que les deux secteurs ligneux devenaient symétriques l'un de l'autre, par leur position comme par leur taille, les deux grands vaisseaux (A, B) se sont placés symétriquement de part et d'autre, par rapport aux deux faisceaux libériens voisins.

Nous avons décrit une racine présentant un type moyen, car on peut constater un certain nombre de variations relatives au nombre des vaisseaux et des tubes criblés. Par exemple, on trouve parfois trois tubes criblés, au lieu de deux, nés aux dépens du dédoublement externe de la région moyenne. De même, la région moyenne des secteurs ligneux peut donner plus de trois vaisseaux et le nombre, soit des vaisseaux, soit des tubes criblés peut aussi présenter une variation qui diffère dans les deux secteurs opposés.

Il est intéressant de faire remarquer, en terminant, que les cinq premiers tubes criblés, de chaque côté, qui ont une durée éphémère sont asymétriques, au moins par leur origine, tandis que les deux derniers tubes criblés persistants, de chaque côté, sont symétriques, par leur origine aussi bien que par leur position.

En général, chez les autres plantes étudiées jusqu'ici, nous n'avons constaté, dans les différentes racines d'une même plante, que des variations peu importantes et portant surtout sur le nombre des faisceaux et sur le nombre des cellules, mais n'entraînant pas de variations de structure. Or, dans la Marsilie, les radicelles issues d'une racine présentent, dans leur structure, une différence assez grande avec la racine

née sur la tige, telle que celle que nous venons d'étudier. Nous avons déjà signalé cette variation (1), que nous allons décrire en suivant le développement d'une radicelle produite par une racine.

Les trois segments fournis par la cellule initiale tétraédrique se partagent encore, par une cloison radiale, mais, à l'exception d'une seule, ces cloisons sont exactement radiales, de telle sorte que des six secteurs ainsi produits, cinq sont semblables, tandis que le sixième, de plus grande taille, parvient seul au centre de la stèle. Ce sixième secteur a la forme d'un des grands secteurs de la racine précédente et comme il se comporte, dans la suite, de la même manière que le grand secteur ligneux (S_3), nous pouvons dès maintenant le désigner aussi sous ce nom. Dans chaque secteur, une première cloison tangentielle détache l'écorce externe, puis une seconde cloison tangentielle (I, fig. 36), en dedans de la première, donne une portion externe ou écorce interne et une portion interne ou stélique. Nous suivrons seulement le développement de cette dernière.

Dans chaque secteur, une première cloison tangentielle (II, fig. 37) détache vers l'extérieur une région périphérique; puis dans le grand secteur une seconde cloison tangentielle (III), située en dedans de la précédente, donne une région moyenne et une région centrale. Les cinq secteurs semblables offrent donc seulement une région périphérique et une région interne, comme cela se produit pour tous les secteurs de la racine de l'*Azolla*.

Dans le secteur supérieur gauche (S_1), la région périphérique se divise, par une cloison radiale (p, fig. 37), en deux cellules égales; le même cloisonnement se fait dans le secteur inférieur droit (s_2) opposé au précédent. Des deux cellules périphériques ainsi produites, celle qui est contiguë au diadiamètre horizontal (HH') se différencie directement en un

(1) G. Chauveaud, *De la variation de structure existant à l'état normal entre les racines et les radicelles de la Marsilie* (*Marsilia*) (Bull. du Mus. d'Hist. nat., 1902, p. 114).

tube criblé qui acquiert rapidement ses caractères spécifiques (*t*, fig. 38).

Dans le secteur supérieur médian (s_1), une cloison oblique (*f*, fig. 37) partage la région interne en deux cellules inégales destinées à se différencier l'une et l'autre en vaisseaux.

Les deux autres secteurs latéraux, le secteur gauche (s_3) et son opposé, le secteur supérieur droit (S_2), ne présentent aucun cloisonnement.

Les cinq secteurs semblables, primitivement, se comportent donc respectivement comme les cinq secteurs correspondants de l'*Azolla*, et, fait digne de remarque, les tubes criblés prennent naissance, dans l'un et l'autre cas, de manière identique.

La région moyenne du grand secteur (S_3) se divise, par deux cloisons radiales successives (*d*, *e*, fig. 37), en trois cellules comme dans le secteur ligneux (S_3) de la racine mère, et ces trois cellules deviennent autant de vaisseaux dont le médian (*v*, fig. 38), le plus petit, est d'ordinaire le premier lignifié.

La région centrale ne se cloisonne pas ; elle est représentée par une seule cellule qui devient un vaisseau (V), plus grand que tous les précédents et occupe le centre de la stèle (fig. 39).

Dans certaines radicelles plus grosses que les autres, le petit secteur ligneux (s_1) présente trois vaisseaux, au lieu de deux, et montre dans la disposition de ses cloisons une tendance à ressembler au grand secteur ligneux opposé (S_3). Cette particularité pourrait donc nous permettre de considérer la structure de la radicelle, comme le résultat d'une réduction opérée dans la structure de la racine mère, entraînant en particulier la disparition du péricycle, en dehors des tubes criblés.

En tout cas, en profitant de la disposition géométrique que possèdent ces diverses racines, nous pouvons exprimer, avec une précision mathématique rarement réalisée chez les êtres vivants, les degrés de ressemblance qu'elles présentent et dire que la radicelle de la Marsilie a une stèle composée de cinq secteurs d'Azolla, dont quatre libériens et un ligneux, et un secteur ligneux de Fougère.

Équisétinées.

Equisetum ramosissimum (fig. 48 à 58, Pl. VI; fig. 59, 60, Pl. VII). — Le développement de la racine des Prêles a été particulièrement étudié par différents auteurs, et Nägeli et Leitgeb (1) ont suivi la marche du cloisonnement, jusqu'à l'édification complète de la structure, en indiquant l'ordre d'apparition de toutes les cloisons. Leur description est accompagnée de figures où l'on peut suivre et reconnaître les diverses cellules.

Toutefois, ces auteurs n'ont décrit le cloisonnement que dans le cas d'une racine de très petit diamètre, possédant seulement un nombre de cellules assez réduit, et d'ailleurs ils ne font aucune mention relative aux tubes criblés. D'autre part, en ce qui concerne les premiers cloisonnements qui se font dans les segments issus de la cellule initiale, Nägeli et Leitgeb admettaient qu'ils suivent la même marche que chez les Fougères, tandis qu'en réalité cette marche est différente, ainsi que nous l'avons déjà signalé (2).

Si nous prenons pour premier exemple une radicelle très grêle, semblable à celle qui a été décrite par les deux auteurs précédents, nous constaterons, en effet, que chacun des trois segments, détachés parallèlement aux trois faces internes de la cellule initiale tétraédrique, au lieu de se diviser d'abord, par une cloison plus ou moins exactement radiale, comme dans la plupart des autres Cryptogames vasculaires et en particulier dans les Fougères, se divise par une cloison tangentielle (I, fig. 48) qui sépare une portion interne et une portion externe; la portion interne correspond à la stèle, tandis que la portion externe correspond à l'écorce. Cette cloison tangentielle primitive sépare donc la stèle de

(1) *Loc. cit.*

(2) G. Chauveaud, *Recherches sur le développement de l'appareil conducteur dans la racine des Équisétacées* (Bull. Soc. Philom. de Paris, 9e série, t. IV, p. 26).

l'écorce, de telle sorte que ces deux régions se trouvent individualisées dès le début.

C'est seulement après cette séparation que les cloisons radiales se montrent dans les segments.

Suivons d'abord les changements qui surviennent dans chacun des trois segments externes ou corticaux. Une cloison radiale (*a*, fig. 48) partage chacun d'eux en deux parties égales, ce qui donne six segments corticaux semblables. Chacun de ces six segments produit une cloison tangentielle (1, fig. 48) vers l'extérieur, puis une cloison tangentielle (2, fig. 48) vers l'intérieur, qui subdivisent l'écorce en trois régions superposées.

La région externe demeure simple, divisant seulement chacun de ses segments par deux cloisons radiales. La région moyenne se dédouble, par une cloison tangentielle (3, fig. 48), en deux assises dont l'externe seule se divise par deux cloisons radiales dans chaque segment. La région interne se dédouble aussi par une cloison tangentielle, mais beaucoup plus tard (4, fig. 49), et aucun de ses segments ne se divise radialement. Il résulte de ces divers cloisonnements que l'écorce est constituée, en définitive, par cinq assises dont les trois internes sont formées chacune de six cellules superposées en files radiales (fig. 49). Entre les cellules de ces trois assises il se produit de très bonne heure des méats. Ceux de l'assise interne demeurent petits, mais les autres grandissent beaucoup, se rejoignent deux à deux suivant le rayon et forment des lacunes plus ou moins régulières qui séparent complètement l'une de l'autre les cellules de l'assise interne de la région moyenne. La paroi des cellules en contact avec ces lacunes présente des épaississements spéciaux, de formes variées, qui sont d'abord localisés sur la paroi de la lacune correspondant à sa face interne, mais qui, plus tard, se forment aussi sur les parois correspondant à ses faces latérales et même externes, surtout dans le cas de grosses racines, ainsi que nous l'avons déjà mentionné (1).

(1) *Loc. cit.*

En même temps que ces lacunes prennent naissance, les plissements, qui caractérisent l'endoderme des autres plantes, apparaissent sur les parois radiales et latérales des cellules de l'assise externe (E', fig. 50) de la région interne. Telles sont les modifications que subit la portion externe; revenons maintenant à la portion interne ou stélique.

Pendant que les segments corticaux se divisent par des cloisons radiales, les trois segments stéliques se divisent chacun en deux parties inégales par une cloison longitudinale oblique (F, fig. 48) qui part du milieu de la paroi externe et vient aboutir à la paroi radiale, au tiers de sa longueur comptée en partant du centre. Chez les Fougères ou chez les Marsiliacées, les cloisons qu'on appelle radiales n'arrivent qu'au voisinage du centre, à une distance à peu près égale à celle que nous venons d'indiquer pour la Prêle, mais là ces cloisons ont une longueur beaucoup plus grande, puisqu'elles occupent toute l'épaisseur du segment, qui ne s'est pas encore dédoublé par la cloison tangentielle cortico-stélique ; aussi ces cloisons qui se montrent exactement radiales, très rapidement, dans les trois quarts externes de leur longueur, paraissent dans leur ensemble avoir une direction presque radiale.

Chez les Prêles, la cloison qui sépare chacun des trois segments est aussi exactement radiale, dans les segments corticaux, c'est-à-dire que la portion corticale est divisée par une cloison exactement radiale chez les Prêles, comme chez les Fougères; de même la portion stélique est divisée chez les unes comme chez les autres par une cloison oblique, seulement chez les Prêles ces deux cloisons non seulement ne sont pas dans le prolongement l'une de l'autre, mais encore sont très écartées de façon à présenter entre elles une alternance régulière. Cette alternance n'avait point échappé à Nägeli et Leitgeb qui ont cherché à l'expliquer, par des différences d'accroissement des diverses cellules qui entraînaient un mouvement de rotation de l'écorce autour de la stèle.

Sur les coupes transversales, nous avons alors six secteurs : trois grands, réunis au centre, et trois petits, séparés du centre, et ces deux sortes de secteurs alternent très régulièrement comme chez les Fougères. Seulement, la différence profonde, c'est que les secteurs ici sont limités extérieurement à la stèle, tandis que chez les Fougères ils comprenaient en outre l'écorce interne. La séparation plus précoce de l'écorce et de la stèle semble indiquer une indépendance plus grande entre ces deux régions. Comme pour mieux marquer cette indépendance, il s'établit immédiatement une alternance aussi complète que possible, entre les cellules stéliques et les cellules corticales, et cette alternance se maintient, dans la suite, avec une constance et une régularité qui sont la caractéristique de la racine des Prêles.

Chez les Fougères, au contraire, le cloisonnement radial intéressant à la fois la stèle et l'écorce interne non encore séparées, il en résulte que les cellules corticales internes sont superposées très régulièrement aux cellules stéliques. Cette superposition que nous avons tant de fois indiquée particulière à la plupart des Filicinées, offre un contraste frappant avec l'alternance des Équisétacées.

Ce caractère a beaucoup frappé Nägeli et Leitgeb. Peu satisfaits sans doute de leur interprétation, ils reviennent, dans le cours de leur description, plusieurs fois sur ce point, avec une insistance toute particulière. Ils admettaient en effet que la formation des six secteurs cortico-stéliques précède la séparation de l'écorce et de la stèle, comme pour les Fougères, et ne pouvaient ensuite expliquer pourquoi un même mode de cloisonnement aboutissait à deux dispositions si différentes.

Chacun des trois grands secteurs stéliques se divise ensuite, par une cloison tangentielle (III, fig. 48), en une région externe et une région centrale. Jusqu'ici tout était symétrique autour de l'axe de la racine. A partir de ce moment, il n'en est plus ainsi et l'on doit décrire à part ce que devient chaque secteur.

Pour simplifier la description, orientons les coupes dans

la position donnée à la figure 48 qui correspond à l'orientation habituelle, et désignons momentanément les secteurs par la situation qu'ils occupent sur cette figure. Le grand secteur inférieur est formé de deux cellules superposées qui demeurent indivises et se différencieront plus tard directement en vaisseaux (*v'*, V, fig. 49). Le petit secteur supérieur demeure également indivis et son unique cellule deviendra un vaisseau (*v*) diamétralement opposé aux précédents.

Chacun des deux petits secteurs latéraux ou inférieurs se comporte de la même manière. Il se divise, par une cloison un peu oblique (*i*, fig. 48), en deux cellules inégales dont la plus grande correspond à l'intersection de deux cellules endodermiques. Cette grande cellule est la cellule mère du premier tube criblé; elle se divise à son tour, en effet, par une cloison très oblique (*k*, fig. 48), en deux cellules dont l'externe devient ensuite le premier tube criblé. En se différenciant, ce tube (*t*, fig. 49) s'insinue également, vers l'intérieur, entre sa cellule sœur et la cellule sœur de sa cellule mère, et vers l'extérieur entre les deux cellules endodermiques à l'intersection desquelles il correspond. Le tube criblé et les deux cellules qui l'emboîtent vers l'intérieur, et que l'on peut dès à présent appeler ses cellules annexes (*n*, *n*, fig. 49), forment un ensemble dont le contour se confond avec celui du petit secteur qui lui a donné naissance. Ce contour demeure toujours très facile à distinguer, ce qui conserve à ce secteur une autonomie comparable à celle que nous ont montrée les secteurs du *Lygodium scandens* par exemple. On peut dès lors regarder ce petit secteur, comme une cellule mère primitive qui, par un double cloisonnement, donne naissance à un tube criblé et à ses deux cellules annexes.

Les deux grands secteurs latéraux ou supérieurs sont formés chacun de deux cellules dont la centrale (*o*, *o*, fig. 49) demeure indivise; tandis que l'externe se divise par une cloison peu oblique en deux cellules inégales, puis la grande cellule fille se divise à son tour, par une cloison très oblique, en deux autres cellules dont l'externe s'intercale, d'une part,

entre sa cellule sœur et la cellule sœur de sa cellule mère et, d'autre part, entre les deux cellules endodermiques à l'intersection desquelles elle correspond. Cette cellule doit évoluer ensuite directement en tube criblé (*t*, fig. 49), et les deux cellules (*n*, *n*, fig. 49) qui l'emboîtent, vers l'intérieur, sont ses cellules annexes.

En résumé, la cellule externe de chaque grand secteur latéral se comporte exactement comme le petit secteur latéral; elle donne comme lui naissance, par double cloisonnement, à un premier tube criblé et à ses deux cellules annexes, et cette production se fait de la même manière.

Peu après leur formation, les premiers tubes criblés se différencient; leur paroi transversale acquiert des ponctuations bien marquées, en même temps que leur paroi longitudinale s'épaissit beaucoup, sauf en de petites plages un peu irrégulières où elle paraît plus transparente. Quand ces tubes criblés ont acquis leur maximum de différenciation (*t*, fig. 49), ils présentent sur les coupes transversales un aspect tout à fait particulier. Ils ont une forme losangique bien régulière, leur paroi est épaissie surtout aux angles où elle fait vers l'intérieur une petite saillie arrondie. Ils apparaissent, sur les coupes, avec d'autant plus de netteté que tous les autres éléments ne présentent encore aucune différenciation.

Mais cet état a une durée assez courte. Bientôt la paroi des tubes criblés perd peu à peu ses caractères particuliers, son revêtement interne si saillant s'atténue de plus en plus, de telle sorte que sur les coupes plus âgées, la paroi latérale de ces tubes (*t*, fig. 50) ne se distingue plus, par aucune différenciation appréciable, de la paroi des cellules annexes par exemple. La forme carrée ou losangique des tubes qui persiste, au moins dans la plupart des cas, et surtout leur situation à l'intersection des deux cellules endodermiques, permet de les reconnaître toujours avec certitude.

Longtemps après, l'unique cellule dont se compose le petit secteur supérieur et la cellule externe du grand secteur inférieur se différencient en vaisseaux (*v*, *v'*, fig. 50); et plus tard

enfin, la cellule centrale de ce grand secteur inférieur se différencie à son tour en un vaisseau (V, fig. 50), de taille beaucoup plus grande que les précédents. Les deux autres cellules centrales (*o*, *o*, fig. 50), appartenant aux deux grands secteurs latéraux, demeurent sans différenciation spéciale et représentent là le conjonctif.

Lors de son complet développement, cette racine possède donc deux faisceaux ligneux centripètes, diamétralement opposés, et deux faisceaux libériens alternes avec les précédents.

Le faisceau ligneux supérieur, réduit à un seul vaisseau (*v*), est fourni par le petit secteur supérieur, qui est tout entier employé à le produire et qui par conséquent, ici comme chez les Fougères, mérite bien le nom de secteur ligneux ou petit secteur ligneux.

Le faisceau ligneux inférieur, composé de deux vaisseaux (*v'*, V) superposés en file radiale, est fourni par le grand secteur inférieur, qui est tout entier employé à le produire et mérite par conséquent aussi le nom de secteur ligneux ou grand secteur ligneux.

Le faisceau libérien gauche est composé de deux tubes criblés pourvus chacun de deux cellules annexes; le tube inférieur gauche, et ses deux cellules annexes, est fourni par le petit secteur gauche qui est consacré tout entier à cette production, et pour cette raison mérite bien le nom de secteur libérien ou petit secteur libérien gauche. Le tube criblé supérieur gauche, avec ses deux cellules annexes, dérive du grand secteur gauche qui peut donc aussi s'appeler secteur libérien ou grand secteur libérien gauche. Ce secteur fournit en outre une cellule centrale qui représente là le conjonctif (*o*).

De même, le faisceau libérien droit est formé de deux tubes criblés, pourvus chacun de deux cellules annexes, qui sont produits : l'inférieur par le petit secteur droit, le supérieur par le grand secteur du même côté, et qui par conséquent peuvent être également désignés sous les noms de petit secteur libérien droit et grand secteur libérien droit.

Ce grand secteur fournit aussi une cellule centrale de conjonctif (*o*).

Rappelons que ces six secteurs dérivent des trois segments primitifs de la façon suivante : le premier segment a donné le grand secteur libérien gauche et le petit secteur ligneux, le second segment a donné le grand secteur libérien droit et le petit secteur libérien du même côté, tandis que le troisième segment a donné le grand secteur ligneux et le petit secteur libérien gauche.

Nous constatons donc que des trois segments primitifs, le premier produit en définitive la moitié du faisceau libérien gauche, plus une cellule centrale et le faisceau ligneux supérieur; le second fournit le faisceau libérien droit tout entier plus une cellule centrale; tandis que le troisième produit le faisceau ligneux inférieur et la moitié du faisceau libérien gauche. C'est-à-dire que deux segments sont libéro-ligneux, le troisième étant exclusivement libérien.

Remarquons enfin que cette racine, à l'état adulte, possède d'une part six cellules endodermiques, d'autre part quatre tubes criblés et deux premiers vaisseaux. Cette remarque sera utilisée ultérieurement.

La racine que nous venons de décrire a été étudiée, ainsi que nous l'avons dit, par Nägeli et Leitgeb (1), et les diverses cloisons de sa stèle ont été très exactement figurées par ces auteurs. Mais ils ont signalé seulement deux vaisseaux, ceux qui correspondent à nos premiers vaisseaux (*v*, *v'*), et n'ont fait aucune mention spéciale aux tubes criblés.

La structure précédente est celle d'une radicelle très grêle, mais si l'on s'adresse à une radicelle de grosseur très grande ou même moyenne, telle qu'il en naît de la tige directement; on y rencontre des éléments en nombre plus considérable qui, d'après Nägeli et Leitgeb, ne sont plus susceptibles d'une description certaine, en raison de la complication qu'ils présentent (2). Nous allons essayer de suivre la marche du

(1) *Loc. cit.*
(2) *Loc. cit.*, p. 109.

cloisonnement malgré sa complication, et nous verrons qu'on peut encore en donner une description complète.

Nous distinguerons d'abord deux cas au point de vue de la formation, tant de l'écorce que de la stèle. Tantôt, en effet, les cloisons radiales, qui partagent les segments corticaux dans toute leur épaisseur, atteignent immédiatement leur nombre définitif, de telle sorte que le nombre des cellules des trois assises internes de l'écorce demeure désormais fixé; tantôt, au contraire, ces cellules n'atteignent pas immédiatement leur nombre définitif, certaines d'entre elles se divisant ultérieurement par des cloisons radiales. Ce cloisonnement tardif retentit sur la stèle, ainsi que nous le verrons, et cela nous oblige à distinguer deux modes de formation.

Ces deux modes de formation se trouvent d'ailleurs souvent sur la même plante. Ils paraissent être sous l'influence de causes extérieures, la racine formant immédiatement tous les éléments semblables quand sont réunies les conditions favorables à son développement rapide; dans le cas contraire, son extrémité demeure grêle, et c'est plus lentement qu'elle acquiert son diamètre définitif. Ce dernier cas, présentant une complication moins soudaine, sera plus facile à suivre, c'est pourquoi nous allons le considérer en premier lieu.

Deuxième type. — La première cloison qui apparaît dans chacun des trois segments primitifs est la cloison tangentielle cortico-stélique (1, fig. 51), car la séparation primordiale de l'écorce et de la stèle est un fait général dans les racines des Équisétacées, puis chaque portion corticale se divise par une cloison radiale (*a*, fig. 51). A partir de ce stade, il convient de suivre à part chaque segment cortical, parce que leur développement n'est pas identique. Le segment cortical inférieur demeure divisé par une seule cloison radiale (*a*), tandis que les deux segments corticaux supérieurs prennent une seconde cloison radiale (*b*, fig. 51) et se trouvent subdivisés chacun en trois parties égales. Chacune

des huit parties ainsi formées se dédouble ensuite par une cloison tangentielle externe (1, fig. 51), puis par une seconde cloison tangentielle interne (2, fig. 51), de façon à former ensemble trois régions concentriques dont l'interne demeure simple, comme dans le premier exemple. La région moyenne se subdivise successivement, par trois cloisons tangentielles, en direction centrifuge, de façon à donner quatre assises. La région interne se comporte comme dans le premier exemple ; elle se dédouble plus tard par une seule cloison tangentielle (4, fig. 52) en deux assises. Dans la région externe, l'assise unique (exoderme) forme dans chacun de ses segments une ou plusieurs cloisons radiales ; il en est de même pour les assises externes de la région moyenne, tandis que son assise interne se comporte comme les deux assises de la région interne, c'est-à-dire ne prend aucune cloison radiale, au moins immédiatement. Ces trois dernières assises corticales demeurent donc composées chacune de huit cellules exactement superposées suivant le rayon.

Dans la stèle, chacun des trois segments se divise d'abord, par une cloison oblique (*g*, fig. 51) qui part du milieu de sa paroi externe ou tangentielle et vient aboutir à sa paroi radiale, au tiers de sa longueur comptée à partir du centre. Cela donne, comme dans le premier exemple, six secteurs disposés dans le plan transversal, de telle façon que les trois grands, seuls réunis au centre, alternent régulièrement avec les trois petits.

Chacun des grands secteurs se divise, par une cloison tangentielle (III, fig. 51), en une région centrale et une région externe. C'est là le stade auquel s'est arrêté le cloisonnement dans notre premier exemple.

A partir de ce stade, il faut considérer à part le développement de chaque secteur. Dans chaque grand secteur latéral, la région externe se partage en deux par une cloison radiale (*f*, fig. 51). Chacun des deux petits secteurs latéraux se dédouble par une cloison tangentielle (*h*, fig. 52) en une région interne (D, fig. 52) et une région externe. Le petit secteur

supérieur (s_1, fig. 51, 52) grandit beaucoup, mais ne se cloisonne pas encore.

La région centrale du grand secteur inférieur grandit beaucoup sans se cloisonner jamais ; on peut de suite la distinguer de toutes les autres parties, car elle est destinée à se différencier directement en un vaisseau qui sera le grand vaisseau central (V, fig. 53, 54). La région centrale (o, fig. 51) des deux grands secteurs latéraux se divise, dans chacun d'eux, par une cloison radiale, ce qui donne deux cellules centrales de chaque côté (o', o', fig. 52).

La stèle à ce moment présente donc la composition suivante : cinq cellules centrales dont la plus grande (V) appartient au grand secteur inférieur, les quatre autres (o', o', o', o') appartenant, deux par deux, aux deux grands secteurs latéraux ; deux cellules internes (D, D, fig. 52) formées, une de chaque côté, par les deux petits secteurs latéraux; enfin, huit cellules externes produites : l'inférieure (C, fig. 52) par le grand secteur inférieur, la supérieure (s_1, fig. 52) par le petit secteur supérieur, les deux latérales supérieures (C', C', fig. 52), de chaque côté, par le grand secteur latéral correspondant, et la latérale inférieure, de chaque côté, par le petit secteur latéral correspondant. Ces huit cellules externes alternent très régulièrement avec les huit cellules corticales internes, de telle façon que le rapport entre les éléments de la stèle et les éléments de l'écorce, que nous avons observé dans le premier exemple, se retrouve ici.

Le petit secteur supérieur (s_1) ayant pris une grande taille en s'avançant surtout vers la droite, les cellules corticales internes superposées ont elles aussi pris un accroissement correspondant, dans le sens tangentiel. Bientôt ces trois cellules superposées se divisent chacune, par une cloison radiale (b', fig. 52), ce qui porte à neuf le nombre des séries radiales des assises corticales internes.

Aussitôt après ce cloisonnement cortical, le petit secteur supérieur (s_1) se divise à son tour, par une cloison radiale (f'', fig. 53), en deux cellules dont la droite demeure

indivise et se transformera directement en vaisseau (*v*, fig. 54), tandis que la gauche va se comporter tout autrement.

Dans la région externe des deux grands secteurs latéraux, chaque cellule (C′) se divise par une cloison peu oblique (*i*, fig. 53) en deux cellules inégales; la plus grande des deux cellules filles ainsi produites se divise ensuite par une cloison très oblique (*k*, fig. 53) en deux cellules dont l'externe (*t*) s'insinue également, d'une part entre sa cellule sœur et la cellule sœur de sa cellule mère, et d'autre part entre les deux cellules endodermiques, à l'intersection desquelles elle correspond. En un mot, chacune de ces quatre cellules externes, des deux grands secteurs latéraux, est une cellule mère primitive d'un tube criblé (*t*) et de ses deux cellules annexes (*n*, *n*).

La cellule gauche récemment formée, dans le petit secteur supérieur (s_1), se comporte pareillement; elle donne aussi un tube criblé et deux cellules annexes. La cellule externe du petit secteur gauche donne, de la même manière, naissance à un tube criblé (*t*) et à deux cellules annexes; ce qui nous fait, pour le côté gauche, quatre premiers tubes criblés (*t*,*t*,*t*,*t*, fig. 53) accompagnés chacun de deux cellules annexes.

La cellule externe du petit secteur droit produit de son côté, et toujours par le même procédé, un premier tube criblé (*t*) et deux cellules annexes disposées comme les précédentes; mais bientôt après, la cellule annexe inférieure s'élargit beaucoup.

Les cellules corticales superposées à cette dernière cellule annexe s'accroissent de leur côté, dans le même sens, et se divisent ensuite par une cloison radiale (*b*″, fig. 57), en deux cellules de même taille, ce qui élève à dix le nombre des séries radiales des trois assises corticales internes.

La grande cellule annexe du petit secteur droit se comporte alors, comme une cellule mère primitive, donnant un premier tube criblé (*t*) et deux cellules annexes, et l'on a de cette manière, pour le côté droit, quatre premiers tubes criblés (*t*, *t*, *t*, *t*, fig. 53) pourvus chacun de deux cellules annexes,

à l'exception cependant des deux tubes criblés inférieurs, qui n'ont entre eux qu'une seule cellule annexe, laquelle appartient au tube inférieur, par son origine, mais demeure, par sa position, commune à ces deux tubes.

Pendant que ce développement s'effectue à droite, la cellule externe (C, fig. 52) du grand secteur inférieur (S_3), jusque-là indivise, prend une grande taille en s'avançant surtout vers la gauche.

Les cellules corticales superposées à cette grande cellule s'accroissent aussi dans la même direction, puis se divisent, par une cloison radiale (*b'''*, fig. 53), en deux cellules de même taille, ce qui porte à onze le nombre des séries radiales des assises internes de l'écorce.

La cellule externe (C) du grand secteur inférieur se comporte alors, de la même façon que le petit secteur diamétralement opposé, c'est-à-dire qu'elle se divise, par une cloison radiale, en deux cellules dont la gauche devient un vaisseau (*v*), tandis que la droite donne naissance à un premier tube criblé (*t*) et à deux cellules annexes.

Chacune des deux cellules internes (D, fig. 62), provenant des petits secteurs latéraux, se partage, par une cloison radiale, donnant en définitive quatre cellules (D', D', D', D', fig. 53), deux de chaque côté, qui demeurent à l'état de conjonctif.

Des quatre cellules centrales (*o'*, *o'*, *o'*, *o'*, fig. 52), produites par les deux grands secteurs latéraux, la supérieure droite se différencie, tardivement, en un vaisseau central (V', fig. 54) qui arrive à se placer en dedans du vaisseau externe supérieur (*v*) ; tandis que sa cellule sœur *o'* et les deux autres cellules centrales de gauche (*o'*, *o'*) restent à l'état de cellules de conjonctif.

Peu après leur formation, les premiers tubes criblés, que nous venons d'énumérer, se différencient, ainsi que nous l'avons indiqué pour le premier exemple, et quand ils ont atteint leur maximum de différenciation, ils présentent un aspect bien caractéristique (*t*,*t*,*t*, fig. 54). La phase

correspondant au maximum de leur différenciation est assez courte ; ils perdent ensuite peu à peu leurs caractères différentiels et, sur les coupes âgées, leur paroi latérale ne se distingue, par aucune particularité, de la paroi des cellules annexes.

Ensuite, les vaisseaux externes ou premiers vaisseaux (v, v) se différencient, leur paroi acquiert une grande épaisseur; puis les vaisseaux centraux (V, V',) se différencient, plus tard encore.

Pendant ce temps, l'écorce présente des modifications analogues à celles que nous avons déjà indiquées; la seconde assise corticale interne prend les plissements caractéristiques, et des lacunes allongées radialement se forment entre les cellules de l'assise qui lui est superposée.

En définitive, quand cette racine a acquis son complet développement, elle possède deux faisceaux ligneux centripètes, réunis au centre en une bande diamétrale, et deux faisceaux libériens alternes.

Le faisceau ligneux supérieur est formé de deux vaisseaux de taille peu différente, mais dont le premier appartient au petit secteur supérieur, tandis que le central est formé par le grand secteur droit. Le faisceau ligneux inférieur est composé de deux vaisseaux, qui sont fournis tous deux par le grand secteur inférieur et dont le central atteint une grande taille.

Le faisceau libérien gauche est formé de quatre tubes criblés, accompagnés de leurs cellules annexes, produits: le supérieur par le petit secteur supérieur (s_1), l'inférieur par le petit secteur gauche, et les deux autres par le grand secteur gauche.

Le faisceau libérien droit possède cinq tubes criblés, accompagnés de leurs cellules annexes, sauf deux d'entre eux, qui ont une cellule annexe commune. De ces cinq tubes, les deux supérieurs sont produits par le grand secteur droit, l'inférieur provient du grand secteur inférieur et les deux autres, qui ont une cellule annexe commune, sont fournis par le petit secteur droit.

Enfin, le conjonctif est formé par sept cellules : quatre internes (D′, D′) produites par les deux petits secteurs latéraux, et trois centrales (o', o', o') fournies, deux à gauche par le grand secteur gauche, et une à droite par le grand secteur droit.

Nous pouvons remarquer que les cellules endodermiques sont maintenant au nombre de onze, et que les premiers tubes criblés, ajoutés aux vaisseaux externes ou premiers vaisseaux (v, v), sont aussi au nombre de onze. Il y a, en effet, quelle que soit la racine considérée, le même rapport constant entre les cellules endodermiques, d'une part, et les premiers tubes criblés et les premiers vaisseaux, d'autre part.

En désignant par N le nombre des cellules endodermiques, par m le nombre des premiers tubes criblés, et par n le nombre des premiers vaisseaux, on a la relation suivante :

$$N = m + n,$$

qui exprime le rapport qui existe entre les divers éléments.

H. Campbell avait déjà remarqué (1) que les groupes de bois et de liber correspondent généralement au nombre des cellules endodermiques. Mais, ainsi formulée, cette remarque ne s'applique exactement que dans les cas, peu nombreux, où chaque faisceau libérien comprend un seul premier tube criblé ; or, dans la grande majorité des racines des Prêles, un faisceau libérien possède plusieurs premiers tubes criblés disposés comme nous venons de l'indiquer.

Si l'on remonte le cours du développement de cette racine, on constate que chacun des trois segments primitifs produit, à la fois, des premiers tubes criblés et des vaisseaux. Parmi les six secteurs, on n'en trouve plus qui demeurent exclusivement ligneux, mais il en est qui se montrent exclusivement libériens ; ce sont les deux petits secteurs latéraux et le grand secteur gauche.

Dans la description de ce développement, nous avons

(1) *Loc. cit.*

réuni, comme dans le premier exemple, tous les cloisonnements propres aux six cellules mères primitives des tubes criblés, cela afin d'éviter des répétitions et de faire mieux saisir la généralité du mode de formation de ces tubes criblés ; mais, dans la réalité, ces cloisonnements se font dans un ordre moins régulier. Ainsi la cellule mère supérieure de gauche, par exemple, a réalisé son double cloisonnement, alors que la cellule mère inférieure de droite est encore indivise.

Troisième type. — Nous allons maintenant étudier le cas où la racine acquiert immédiatement toutes les cloisons radiales que doivent posséder les assises internes de l'écorce. Parmi les racines qui réalisent ce cas, nous allons en choisir une qui montre, lors de son développement complet, la disposition décrite par M. Van Tieghem (1) comme type de la structure de la racine des Prêles. La racine ainsi décrite appartenait à l'*E. variegatum* ; celle que nous allons prendre appartient encore à l'*E. ramosissimum*, car nous tenons à prendre nos divers types chez la même espèce, mais la marche du cloisonnement est la même, que cette racine soit empruntée à l'une ou à l'autre espèce.

Tout d'abord, l'écorce se sépare de la stèle par une cloison tangentielle (1, fig. 55), puis aussitôt après se forment les cloisons radiales (*a*, *b*, fig. 55), qui divisent chaque segment cortical en deux, puis en quatre parties égales. Ensuite, une cloison tangentielle externe (1, fig. 55), puis une cloison tangentielle interne (2, fig. 55) partagent l'écorce en trois régions : une externe, une moyenne et une interne. La région externe demeure simple, la région interne se dédouble plus tard par une cloison tangentielle (4, fig. 58) en deux assises, comme dans les deux exemples précédents. La région moyenne se divise, par des cloisons tangentielles centrifuges (3, fig. 56 et 57), de façon à donner cinq assises.

Chaque segment de l'exoderme se divise par trois cloisons

(1) *Loc. cit.*

radiales, de manière à présenter, dans le plan transversal, quatre cellules exodermiques pour une cellule endodermique ; car dans le mode de formation que nous étudions en ce moment les cellules de la région corticale interne ne produisent plus désormais de cloison radiale. Il en est ainsi d'ailleurs pour l'assise interne de la région moyenne ; tandis que les quatre autres assises de cette région se cloisonnent radialement, une ou plusieurs fois, dans chaque cellule. A l'état adulte, ces assises externes corticales forment un tissu assez serré, présentant peu ou pas de méats, dans lequel l'arrangement primitif des cellules en files radiales n'est pas conservé.

L'assise interne de la région moyenne et les deux assises de la région interne demeurent superposées, cellule par cellule, formant ensemble douze séries radiales régulières. Ces assises présentent toujours, entre leurs cellules, des méats (fig. 57 et 58) qui offrent une assez grande régularité. C'est en dehors de l'assise plissée que se trouvent les plus grands méats (*p*, fig. 59), qui dans la suite, arrivent à former de grandes lacunes séparant complètement entre elles les cellules superposées à l'assise plissée.

Les trois segments de la stèle se divisent, par une cloison oblique (F, fig. 55, 56), en deux cellules inégales, de façon à donner six secteurs disposés en alternance comme précédemment.

Chaque grand secteur se partage par une cloison tangentielle (III, fig. 56) en deux cellules, l'une centrale (O), l'autre externe ; chaque cellule externe se divise en deux par une cloison radiale (*f*, fig. 56). Chaque petit secteur se divise aussi, par une cloison radiale (*f'*, fig. 56), en deux cellules; ce qui nous fait, en dehors des trois cellules centrales, douze cellules externes alternant très régulièrement avec les douze cellules endodermiques. Nous retrouvons donc là encore le rapport constant, entre la stèle et l'écorce, que nous avons signalé précédemment.

Les deux cellules de chacun des petits secteurs se divisent,

par une cloison tangentielle (*h*, fig. 57) en une cellule externe et une cellule interne (D, fig. 57). La cellule externe, la plus éloignée du grand secteur frère, se divise aussi par une cloison tangentielle (*l*, fig. 57) en une cellule externe et une cellule interne (D). L'autre cellule demeure indivise et doit plus tard se différencier en un vaisseau (*v*, fig. 59). Jusqu'ici le cloisonnement était symétrique tout autour de l'axe, mais à présent il convient de considérer à part chaque secteur.

Des trois cellules centrales (*o*, *o*, *o*, fig. 56), celle qui appartient au grand secteur inférieur, demeure indivise et peut être distinguée dès à présent, car elle grossit beaucoup et doit devenir le grand vaisseau central (V, fig. 59 et 60); les deux autres se divisent chacune en deux, par une cloison radiale, donnant quatre cellules centrales (*o'*, *o'*, *o'*, *o'*, fig. 57). Nous avons donc maintenant dans la stèle cinq cellules centrales dont une grande (V) et quatre petites (*o'*, *o'*, *o'*, *o'*) groupées deux à deux; neuf cellules internes (D) groupées trois par trois, et neuf cellules externes groupées aussi trois par trois et superposées en dehors des précédentes avec lesquelles elles forment trois groupes séparés l'un de l'autre par une cellule demeurée indivise (*v*).

Les trois cellules externes restées indivises sont destinées à se différencier, beaucoup plus tard, en vaisseaux (*v*, *v*, *v*, fig. 59). Les quatre autres cellules centrales (*o'*, *o'*, *o'*, *o'*) et les neuf cellules internes (D) resteront en général indivises et formeront le conjonctif.

Les neuf cellules externes ont toutes le même sort; elles doivent être considérées comme autant de cellules mères des premiers tubes criblés et de leurs cellules annexes. Chacune d'elles, en effet, se dédouble, par une cloison peu oblique (*i*, fig. 58), en deux cellules filles dont l'une correspond à l'intersection de deux cellules endodermiques. Cette dernière, un peu plus tard, se sépare en deux par une cloison très oblique (*k*, fig. 58), qui se rend du milieu de la cloison peu oblique précédente à la paroi externe, de façon à

donner une cellule polygonale plus ou moins irrégulière vers l'intérieur, et une cellule externe de forme losangique. Cette dernière est le futur tube criblé (*t*, fig. 59) qui s'intercale, comme dans les cas précédents, vers l'intérieur, entre sa cellule sœur (*n*) et la cellule fille non dédoublée (*n*, fig. 59) et, vers l'extérieur, entre deux cellules endodermiques. Il prend peu à peu sa forme et son aspect caractéristique ; quand il a acquis son maximum de différenciation (*t*, fig. 59), sa paroi transversale est transformée en un crible dont on voit nettement les pores, sa paroi latérale s'épaissit beaucoup, surtout aux angles où le revêtement interne forme une sorte de saillie arrondie à l'intérieur du tube. En un mot, quel que soit le type de structure de la racine considérée, le tube criblé présente toujours le même aspect. Quand il a perdu cet aspect caractéristique, il demeure facilement reconnaissable, grâce à sa forme et à son intercalation régulière entre deux cellules endodermiques.

Plus tard, les trois cellules externes demeurées indivises se différencient en vaisseaux, grandissent un peu et acquièrent une forme arrondie (*v*, fig. 60).

Plus tard encore, la grande cellule centrale se transforme à son tour en un vaisseau (V, fig. 60), qui demeure toujours plus grand que les précédents.

La racine, à l'état adulte, possède donc trois faisceaux ligneux alternes avec trois faisceaux libériens.

Le faisceau ligneux inférieur centripète est formé de deux vaisseaux (*v*, V), superposés suivant le rayon, dont le central (V) atteint une grande taille et qui sont tous les deux produits par le grand secteur inférieur. Le faisceau ligneux droit, réduit à un seul vaisseau (*v*) fourni par le grand secteur droit. Le faisceau ligneux gauche, réduit aussi à un seul vaisseau (*v*) fourni par le grand secteur gauche. Chaque faisceau libérien est composé de trois premiers tubes criblés (*t*, *t*, *t*) dont deux sont produits par un petit secteur, le troisième étant produit par le grand secteur frère.

Enfin, les neuf cellules internes (D) demeurent à l'état

de conjonctif, ainsi que les quatre cellules centrales (o', o'). Ces quatre cellules correspondent deux à deux au grand vaisseau central (V), de telle sorte que si l'on supposait à leur place deux vaisseaux centraux, l'appareil conducteur tout entier atteindrait, dans cette racine, une symétrie complète par rapport à l'axe, et cette symétrie existerait pendant toutes les phases de son développement.

En effet, en prenant pour point de départ la cellule initiale, nous constatons aisément que chacun de ces trois segments produit un premier vaisseau et trois premiers tubes criblés, disposés de la même manière. Mais, tandis que les deux segments supérieurs donnent chacun deux cellules centrales de conjonctif, le segment inférieur produit un seul élément, le grand vaisseau central.

C'est ce type de structure, où trois faisceaux ligneux alternent avec trois faisceaux libériens, qui se rapproche le plus du type idéal où la symétrie axile serait complète, tant par le nombre et la disposition des divers éléments, à l'état adulte, que par le nombre et la disposition des éléments produits par chacun des trois segments de la cellule initiale. On rencontre encore, chez les Prêles, d'autres types de structure : par exemple, il en est qui possèdent quatre faisceaux ligneux et qui s'écartent encore davantage de la symétrie, en ce qui concerne la production de chaque segment primitif.

Dans les exemples que nous avons décrits, nous n'avons mentionné que les premiers tubes criblés. Il arrive parfois, surtout quand la racine considérée est très grosse, que le cloisonnement est poussé plus loin et que de nouveaux tubes criblés sont formés aux dépens d'une ou de plusieurs des cellules annexes qui, en général, se cloisonnent une seule fois obliquement pour leur donner naissance. De même, de nouveaux vaisseaux peuvent s'ajouter dans un ou plusieurs faisceaux ligneux ; et ces nouveaux vaisseaux sont formés, aux dépens des cellules mères des premiers vaisseaux qui se cloisonnent davantage. Il en est ainsi pour

les cellules du conjonctif, qui peuvent se dédoubler, comme on le voit (*o''*, fig. 60), augmentant aussi le nombre des éléments de la racine. Mais ce sont là des variations particulières qui n'apportent aucune restriction aux conclusions générales que nous fournira l'étude des Prêles.

En effet, le mode de formation des premiers tubes criblés que nous avons décrit, dans les trois types précédents, se retrouve, dans toutes les racines des diverses espèces d'*Equisetum* que nous avons pu examiner. Il est fort différent, comme on voit, de celui que présente la racine des autres Cryptogames vasculaires où les premiers tubes criblés se différencient directement, sans formation de cellules annexes.

Toutefois, ce mode de formation n'est pas spécial aux Équisétacées, nous l'avons rencontré dans les Phanérogames et, en particulier, chez les Graminées à la racine desquelles il imprime par sa constance et sa régularité, un aspect caractéristique sur lequel nous avons beaucoup insisté (1). On trouve d'ailleurs, en ce qui concerne les vaisseaux de ces deux groupes de plantes, quelques particularités semblables qui ajoutent à la similitude profonde qu'elles présentent et qu'il est intéressant de constater.

Il convient de résumer, en terminant l'étude des Prêles, les caractères principaux qui paraissent particuliers à ce groupe.

1° La séparation de l'écorce et de la stèle précède la formation des six secteurs, au lieu de la suivre comme dans les Fougères. Cela explique l'alternance des éléments de l'écorce et de la stèle, qui contraste si fort avec la superposition des mêmes éléments chez les Fougères, et qui a tant préoccupé Nägeli et Leitgeb.

2° A partir de la formation des six secteurs, on doit distinguer plusieurs types de développement.

3° Malgré leur séparation précoce, il y a toujours entre la stèle et l'écorce un rapport constant, car l'ensemble des

(1) *Loc. cit.*

premiers tubes criblés (m) et des premiers vaisseaux (n) est toujours égal au nombre (N) des cellules endodermiques :

$$N = m + n.$$

4° Les premiers tubes criblés sont toujours accompagnés de deux cellules annexes.

5° Le mode de formation du premier tube criblé avec ses deux cellules annexes, par le double cloisonnement d'une cellule mère primitive, n'a pas été rencontré encore parmi les autres Cryptogames vasculaires ; tandis qu'il se trouve dans beaucoup de Phanérogames et en particulier chez les Graminées.

Gymnospermes.

Les Gymnospermes ont été l'objet de recherches particulièrement nombreuses, mais on ne trouve aucune indication relative au développement des premiers tubes criblés de la racine, avant la publication de notre première note sur ce sujet (1).

Cycadées.

Cycas circinalis (fig. 61, Pl. VIII). — Les cellules initiales de la racine du *Cycas* ne se distinguent des autres cellules, ni par leur forme ni par leur taille ; il serait donc difficile de suivre la marche du cloisonnement des segments auxquels elles donnent naissance, ainsi que nous l'avons fait pour la plupart des Cryptogames vasculaires.

On constate la formation de cellules, ayant à peu près même forme et même taille, qui se cloisonnent dans des directions différentes ; c'est parmi ces cellules de la région centrale que se trouvent les cellules qui vont évoluer en tubes criblés. Mais avant que ces derniers aient commencé à se différencier, on ne peut avec certitude reconnaître les cellules qui doivent leur donner naissance.

(1) G. Chauveaud, *De l'existence d'éléments précurseurs des tubes criblés chez les Gymnospermes* (Comptes rendus de l'Acad. des Sc., 30 juin 1902).

A une faible distance du sommet, les cellules de la région centrale de cette racine se montrent plus petites que les cellules de la région externe, sans qu'il y ait de limite tranchée entre les unes et les autres ; le passage se fait de façon insensible, de sorte qu'à ce moment, sur les coupes préparées à la façon habituelle, on ne voit pas mieux la limite entre la stèle et l'écorce que la séparation entre l'écorce et la coiffe.

D'autre part, la différenciation des premiers tubes criblés est peu marquée chez les Cycadées en général, tandis que chez les Cryptogames vasculaires elle est, au contraire, très accentuée le plus souvent. Ce caractère se retrouve aussi dans la plupart des autres Gymnospermes, où les premiers tubes criblés ne présentent qu'à un faible degré les modifications caractéristiques de ces éléments. En outre, tandis que, dans les Cryptogames vasculaires, les premiers tubes criblés sont les premiers éléments qui se différencient — exception faite pour l'*Azolla* qui différencie d'abord ses premiers vaisseaux, — chez les Cycadées, ce sont les cellules sécrétrices, connues depuis longtemps sous le nom de tubes gommeux ou mucilagineux, qui se montrent avant les premiers tubes criblés.

C'est encore là un caractère que nous retrouverons dans les Conifères, où des cellules sécrétrices, tout à fait comparables aux tubes gommeux des Cycadées, se différencient au voisinage immédiat des cellules initiales, longtemps avant les premiers tubes criblés.

Dans le *Cycas circinalis*, on voit ces cellules sécrétrices se différencier rapidement ; elles prennent une taille supérieure aux cellules voisines et leur contenu acquiert des modifications particulières. Ces cellules sont situées en des régions de la stèle, correspondant aux futurs faisceaux libériens. Les premières apparaissent dans la région périphérique de la stèle en dehors de ces faisceaux, les autres se montrent en dedans des précédentes, dans le faisceau libérien lui-même.

En dedans, et d'ordinaire au contact de la première cellule sécrétrice, un premier tube criblé se différencie ensuite, aux dépens d'une cellule, à peu près semblable aux autres cellules stéliques, par sa taille ainsi que par sa forme. Quand ce premier tube criblé a acquis son maximum de différenciation, il ne présente, ainsi que nous venons de le faire remarquer, qu'à un faible degré l'aspect caractéristique de ces éléments ; sa forme polygonale plus ou moins irrégulière est un peu allongée, suivant le rayon, et sa paroi est peu épaissie. De part et d'autre de ce tube criblé, les cellules voisines évoluent, à leur tour, et donnent d'autres tubes criblés semblables au précédent.

Le nombre des premiers tubes criblés (*t*, fig. 61) est variable et d'ordinaire il est en rapport avec la grosseur de la racine, comme c'est le cas général. Parfois, il n'y a pour chaque faisceau libérien qu'une cellule sécrétrice, autour de la moitié interne de laquelle sont disposés les premiers tubes criblés ; mais souvent il y a plusieurs de ces cellules sécrétrices, dans chaque faisceau libérien, et les cellules se trouvent intercalées, par leur bord interne, entre les premiers tubes criblés.

A une très faible distance du sommet, la différenciation de la racine se montre déjà fort avancée, et la limite de la stèle est devenue facile à distinguer, grâce aux plissements caractéristiques pris par l'endoderme (E, fig. 61) ; en dehors, la seconde assise sus-endodermique a acquis des épaississements encore plus marqués. Le péricycle est formé d'une assise de cellules qui ressemblent beaucoup, à l'exception des plissements, aux cellules endodermiques, et en dedans de lui, se trouvent deux faisceaux libériens composés de cellules polygonales sensiblement allongées, suivant le rayon, qui sont les premiers tubes criblés et de cellules arrondies un peu plus grandes qui sont les cellules sécrétrices.

Les deux faisceaux ligneux (L) sont formés de plusieurs vaisseaux étalés, côte à côte, et séparés des faisceaux libériens par une ou deux cellules du conjonctif.

Conifères.

Thuia orientalis (fig. 62, 63, Pl. VIII). — Dans le *Thuia*, comme dans les autres Conifères que nous allons étudier ensuite, nous n'allons plus retrouver la disposition régulière, en un petit nombre de segments détachés de la cellule initiale, mais bien un méristème composé d'un grand nombre de cellules ne se distinguant les unes des autres ni par la forme, ni par la taille. C'est seulement, à une distance assez grande des initiales, quand les éléments commenceront à présenter les premières traces de leur différenciation que nous pourrons les signaler. Nous avons déjà rencontré, parmi les Cryptogames, certaines plantes où la cellule initiale possède plus de trois faces internes et donne une série de segments, peu différents par leur forme et leur grandeur qui constituent, sur les coupes transversales, un méristème assez homogène. Si, parmi les Conifères, nous avons choisi le *Thuia* comme premier type, c'est parce qu'il présente un petit nombre de faisceaux, ce qui facilite les recherches et que, d'autre part, ses racines étant assez grêles, le nombre de leurs cellules est peu élevé, ce qui simplifie la description.

A une très faible distance du sommet, on constate que certaines cellules cessent de se cloisonner, et acquièrent une taille plus grande que les autres cellules de la stèle qui demeurent presque toutes semblables entre elles. Ces grandes cellules (*a*, fig. 62) arrivent bientôt à former ensemble deux groupes qui, sur les coupes examinées directement, sans l'aide de réactif, se montrent comme deux taches claires, en forme de fuseaux, se détachant sur le fond sombre du reste de la coupe. Si l'on cherche à suivre le développement de ces grandes cellules, on voit qu'elles prennent naissance aux dépens de cellules placées en dedans de l'assise périphérique de la stèle. Certaines de ces cellules se dédoublent, par une cloison tangentielle, et les cellules qu'elles produisent ainsi se trouvent disposées en deux assises, formant ensemble un

arc étalé dans le sens tangentiel. Ces assises présentent toujours une assez grande irrégularité, due à ce que le cloisonnement tangentiel ne frappe pas également toutes les cellules primitives.

Quand ce dédoublement s'opère, les cellules qui en sont le siège se trouvent à une distance des initiales de la stèle correspondant à une dizaine de cellules. Ensuite, les cellules de ces deux arcs cessent bientôt de se cloisonner transversalement et continuent de croître, surtout dans le sens de l'axe de la racine, acquiérant une grande longueur qui leur donne une forme tubulaire bien marquée.

Le nombre de ces cellules tubulaires est assez variable ; il y en a une douzaine au plus, dans l'assise externe de chaque arc, et ce nombre est moins élevé, dans l'assise interne, parce que certaines des cellules primitives, en particulier celles qui se trouvent situées aux extrémités de l'arc, ne se sont pas dédoublées tangentiellement. La forme de ces éléments varie aussi comme leur grosseur. En général, les externes sont plus gros que les internes, mais l'inverse se présente pour certains d'entre eux. Leur forme polygonale est irrégulière, et ce qui prédomine, c'est la grandeur de leur diamètre, dans le sens radial. Nous avons dit que leur longueur dans le sens de l'axe de la racine peut devenir très grande ; elle dépasse d'ordinaire trente fois leur grosseur.

Les éléments externes deviennent donc de véritables tubes ; leur paroi reste mince dans toute son étendue, en particulier sur leurs faces transversales qui, rarement planes, sont le plus souvent arrondies et disposées obliquement, ce qui en augmente la surface.

En résumé, ces éléments sont des tubes et ces tubes conduisent les substances élaborées, jusqu'au méristème terminal, grâce à la minceur de leur membrane ; mais à cela paraît se borner la différenciation de leur paroi qui ne présente aucune autre modification appréciable.

Les éléments de l'assise interne sont de véritables tubes comme les précédents, mais ils peuvent offrir un degré de

plus dans leur différenciation. Sur leurs faces transversales, leur paroi présente parfois de fines ponctuations constituant l'ébauche d'un crible. En outre, sur certains points de leurs faces longitudinales internes, leur paroi subit une modification spéciale qui aboutit à la formation, en chacun de ces points, d'une petite plage criblée. Ces seconds tubes communiquent donc facilement par ces plages criblées avec les éléments placés en dedans d'eux. C'est à ces divers tubes, plus ou moins complètement différenciés, que nous avons donné le nom d'éléments précurseurs des tubes criblés ou plus simplement le nom de tubes précurseurs (1).

Pour justifier cette appellation, il est nécessaire de s'appuyer sur les faits que révèle le développement des différentes parties d'une plantule de *Thuia* (2).

On constate, en effet, que les éléments qui, dans la radicule, présentent seulement une modification de forme et constituent des tubes à paroi amincie subissent, dans l'axe hypocotylé, des modifications plus grandes. Ces modifications sont d'autant plus grandes qu'on s'éloigne davantage de la radicule, pour se rapprocher des cotylédons. C'est ainsi que vers la partie supérieure de l'axe hypocotylé, ces tubes présentent des cribles bien développés, avec un épaississement caractéristique très marqué de leur paroi, quand ils ont acquis leur maximum de différenciation.

Ces tubes précurseurs n'ont été rencontrés jusqu'ici que chez les Gymnospermes. En effet, nous n'avons rencontré ni chez les Cryptogames que nous venons d'étudier, ni chez les Angiospermes que nous avons étudiés autrefois, aucun élément intermédiaire entre les cellules plus ou moins allongées du péricycle et les premiers tubes criblés bien différenciés. Dans ces plantes, le passage entre les cellules du conjonctif et les premiers tubes criblés paraît se faire brus-

(1) *Loc. cit.*

(2) G. Chauveaud, *Développement des éléments précurseurs des tubes criblés dans le Thuia orientalis* (Bull. du Mus. d'Hist. nat., 1902, p. 447).

quement ; tandis que, dans le *Thuia* et dans les autres Conifères, ce passage a lieu progressivement, surtout quand on suit la marche de la différenciation, en partant de la radicule vers les cotylédons. Si l'on suit la marche de la différenciation du liber, en allant de l'extérieur vers le centre, sans sortir de la racine, on constate qu'il y a une différence de grosseur assez marquée, entre les tubes précurseurs et les éléments qui leur font suite et qui se différencient, à leur tour, pour devenir les premiers tubes criblés proprement dits.

Quand les tubes précurseurs, plus ou moins différenciés, sont en pleine activité, ce qui a lieu au voisinage du sommet de la racine, leur turgescence est très grande. Il en résulte une compression des cellules périphériques voisines et des cellules internes qui se traduit, sur les coupes, par un aplatissement radial de ces deux sortes de cellules.

Un peu plus tard, les cellules internes, primitivement aplaties, deviennent à leur tour turgescentes et subissent peu à peu la modification spéciale qui caractérise les premiers tubes criblés (*t*, fig. 63) ; leur paroi s'épaissit et sur leurs faces transversales se forment des cribles bien distincts. A partir de cette phase, les tubes précurseurs perdent leur turgescence et entrent en voie de régression. De nouveaux tubes criblés, semblables aux premiers, se différencient ensuite, aux dépens des cellules internes voisines, et complètent le faisceau libérien primaire, qui s'épaissit ultérieurement, grâce au fonctionnement de l'assise génératrice.

Les cellules situées en dedans des premiers tubes criblés se différencient pour donner de nouveaux tubes criblés, semblables aux premiers, et les cellules qui leur font suite, vers l'intérieur, deviennent génératrices et se cloisonnent activement. La formation de ces cellules nouvelles s'accompagne d'une pression qui se manifeste surtout sur les tubes précurseurs. D'abord, ce sont ceux de l'assise externe qui se réduisent, puis ceux de l'assise interne et leurs membranes comprimées forment ensemble une ligne épaissie, entre les

premiers tubes criblés et les cellules périphériques. Dès lors, il n'existe plus d'autre trace de ces éléments précurseurs, et le passage des cellules périphériques aux premiers tubes criblés, complètement différenciés, paraît se faire brusquement.

Pendant que se poursuit ainsi le développement du liber, l'endoderme acquiert ses épaississements caractéristiques (E, fig. 63), et l'assise sus-endodermique des épaississements beaucoup plus considérables. On voit alors facilement que la périphérie de la stèle comprend deux assises, plus ou moins aplaties radialement. Ces deux assises proviennent du dédoublement tangentiel de l'assise périphérique qui était simple, au moment où les tubes précurseurs ont commencé à se différencier. Dans certains cas, on trouve çà et là une seule assise périphérique en dehors des faisceaux libériens, cela tient à ce que certaines des cellules de l'assise primitive ne se sont pas dédoublées ; quelquefois même l'assise demeure simple dans toute l'étendue du faisceau libérien, ce qui a lieu surtout dans les petites racines.

Si, au lieu d'étudier une racine possédant deux faisceaux libériens, on s'adresse à une racine offrant trois de ces faisceaux, ce qui est un cas assez fréquemment réalisé dans le *T. orientalis*, on constate un changement correspondant, en ce qui concerne les tubes précurseurs. Ces éléments forment un massif plus épais, dans le sens radial, mais ils sont moins nombreux pour chaque faisceau ; et leur ensemble au lieu de former un îlot allongé en forme de fuseau, en dehors des premiers tubes criblés, forme un îlot plus ou moins arrondi. Nous avons représenté (fig. 63) une racine pourvue de trois faisceaux libériens et de trois faisceaux ligneux, où l'on voit aisément leur disposition, et où la périphérie de la stèle est constituée par une seule assise continue, aussi bien en dehors des faisceaux libériens que des faisceaux ligneux.

Cedrus argentea (fig. 64, Pl. VIII). — La première différenciation que l'on puisse constater dans les Cèdres comme dans les plantes voisines, est relative aux cellules sécré-

trices (1). Ces cellules ont une différenciation si précoce que leur extrémité arrive souvent au contact des cellules initiales de la racine. Mais pour faire cette constatation, il est indispensable, surtout quand il s'agit de coupes transversales, de conserver le contenu des cellules, car la paroi des cellules sécrétrices ne se distingue pas de la paroi des autres cellules et leur grosseur, au début, est à peu près semblable à celle des cellules voisines.

Sur des coupes préparées à la façon habituelle pour l'étude des tubes criblés, c'est-à-dire débarrassées de leur contenu protoplasmique, on ne distingue, au voisinage du sommet, aucune modification particulière. A ce niveau, la limite de la stèle exige quelque attention pour être suivie rigoureusement, mais dans son ensemble cette stèle se montre, à première vue, assez distincte de l'écorce. En effet, dans la stèle, les cellules ont une forme polygonale assez régulière et sont sensiblement isodiamétriques, tandis que les cellules de l'écorce, aplaties suivant le rayon, ont dans le sens tangentiel une dimension égale au double environ de leur dimension dans le sens radial ; de plus elles sont disposées d'ordinaire en files radiales surtout dans la région interne.

Mais, à peu de distance du méristème terminal, certaines cellules commencent à se distinguer, parce que cessant de se cloisonner elles acquièrent non seulement un grand allongement dans le sens de l'axe de la racine, mais encore une grosseur plus grande. Ces grandes cellules (*a*, fig. 65) sont comparables aux éléments précurseurs du *Thuia*, et elles sont groupées, de façon à constituer des îlots correspondant à la face externe des futurs faisceaux libériens. Leur nombre est variable, et comme dans la plupart des cas, il est d'autant plus grand, pour chaque îlot, que le nombre des faisceaux est moins élevé. Il est évident que dans le Cèdre, comme dans les autres plantes, ce nombre est aussi en rapport avec la grosseur de la racine. Or, le nombre des faisceaux n'est

(1) G. Chauveaud, *Disposition du nouvel appareil sécréteur dans le Cèdre de l'Himalaya* (*Cedrus Deodara*) (Bull. du Mus. d'Hist. nat., 1903, p. 243).

pas toujours proportionnel à la grosseur de la racine, et l'on voit parfois une racine, possédant trois faisceaux, avoir une grosseur qui surpasse celle d'une autre racine possédant quatre faisceaux.

Dans l'exemple choisi, les faisceaux libériens sont au nombre de quatre; les tubes précurseurs sont groupés ensemble en quatre îlots qui ont une forme arrondie, leur épaisseur étant à peu près égale à leur largeur dans le sens tangentiel. Ces tubes ont une forme polygonale assez régulière; leur allongement, dans le sens radial, bien qu'il se manifeste, est cependant beaucoup moins accentué que dans le *Thuia*.

En s'accroissant, ces tubes compriment un peu les tissus voisins, et les cellules qui les entourent, vers l'intérieur, s'aplatissent légèrement, dans la direction perpendiculaire au bord de l'îlot qu'ils constituent. A un état plus avancé du développement, les tubes précurseurs perdent de leur turgescence et cessent de s'accroître, tandis que les cellules qui les entourent s'accroissent encore, en particulier les cellules péricycliques; aussi leurs îlots deviennent moins distincts que précédemment. Ces îlots toutefois peuvent encore longtemps être rendus faciles à délimiter, à l'aide des cellules sécrétrices. Ces cellules, en effet, se trouvent disposées tout autour des îlots d'éléments précurseurs qu'elles circonscrivent, en quelque sorte, en leur formant une bordure irrégulière. Chaque cellule sécrétrice, très allongée, est d'ordinaire terminée en pointe plus ou moins effilée à ses extrémités, par conséquent leur section est de grandeur très variable suivant qu'on la considère au voisinage d'une de ses extrémités, ou dans sa région moyenne. On peut compter environ une vingtaine de cellules sécrétrices pour chaque îlot; les plus externes sont séparées de l'endoderme, par une ou deux cellules péricycliques; les plus internes sont situées en dedans des tubes précurseurs internes et se trouvent mélangées aux tubes criblés proprement dits; certaines d'entre elles sont même en contact direct avec ces

tubes criblés. En effet, en dedans des îlots d'éléments précurseurs, se différencient, comme dans le *Thuia*, les premiers tubes criblés (*t*, fig. 64) qui, lors du maximum de leur différenciation, présentent des modifications caractéristiques plus marquées que les tubes qui les précèdent. Ces tubes criblés sont d'ordinaire moins longs que les tubes précurseurs et leur grosseur est aussi moindre ; mais en ce qui concerne leur grosseur, il n'y a pas, entre les uns et les autres, une différence aussi grande que celle que nous avons signalée dans le *Thuia*.

Il en est ainsi, entre les tubes précurseurs externes et les cellules péricycliques. Quand on suit la marche du développement en allant de la périphérie de la stèle vers le centre, on constate que la différenciation est progressive, et c'est sans transition brusque que l'on passe du péricycle aux éléments précurseurs, et de ces derniers aux premiers tubes criblés. Cela explique pourquoi la limite interne du péricycle est souvent difficile à établir, au moins en dehors des faisceaux libériens.

Pinus Laricio (fig. 65 et 66, Pl. VIII). — A peu de distance du sommet de la racine, le tissu homogène de sa région centrale présente, en autant de points qu'il doit y avoir de faisceaux libériens, un groupe de cellules qui cessent de se cloisonner, avant les autres, et acquièrent une taille plus grande que celle des autres cellules de la stèle. Elles forment alors, sur les coupes transversales, observées directement dans l'eau ou dans la glycérine, autant de taches plus claires que le reste de la coupe. A ce niveau, la limite entre l'écorce et la stèle n'est pas nettement marquée, par une différence dans la forme ou la disposition de leurs cellules.

Un peu plus tard, entre les taches claires, qui sont souvent au nombre de quatre, correspondant à autant de faisceaux libériens, on distingue les premiers vaisseaux qui se différencient d'assez bonne heure. Ces premiers vaisseaux, comme on sait, se différencient d'abord de part et d'autre du canal sécréteur (*c*, fig. 65) qui existe déjà, au point correspondant

au dos de chaque faisceau ligneux; puis d'autres vaisseaux se différencient, en dedans des précédents, et ces vaisseaux sont de plus en plus rapprochés les uns des autres, à mesure qu'ils sont plus internes, de telle sorte que bientôt ils forment ensemble un V, à l'intérieur des deux branches duquel se trouve enchâssé le canal sécréteur. A partir de ce moment, les vaisseaux se différencient en direction exactement radiale.

La différenciation des faisceaux libériens est toujours beaucoup moins évidente. Les grandes cellules (*a*, fig. 65 et 66), qui par leur ensemble forment les taches claires, représentent les éléments précurseurs que nous avons décrits chez le *Thuia*. Elles sont allongées en tubes et leur paroi demeure mince. Chacune de ces taches ou îlots a une forme variable avec leur nombre. Ces îlots sont d'autant plus élargis, dans le sens tangentiel, que le nombre des faisceaux est moins élevé. Dans l'exemple représenté (fig. 65 et 66), où les faisceaux libériens sont au nombre de quatre, l'îlot formé par les tubes précurseurs est plus étendu dans le sens tangentiel que dans le sens radial; il présente de six à huit cellules environ, dans la première direction, et seulement trois ou quatre cellules irrégulièrement superposées suivant le rayon. Les cellules centrales de l'îlot sont d'ordinaire les plus grandes, et leur forme irrégulièrement polygonale est un peu allongée radialement.

Quand les faisceaux sont moins nombreux, le nombre des tubes précurseurs est plus élevé, pour chaque faisceau, et leur îlot est moins élargi, dans le sens tangentiel, et plus épais suivant le rayon. C'est l'inverse qui a lieu, quand le nombre des faisceaux est plus grand.

La limite entre le péricycle (P, fig. 66) proprement dit et les tubes précurseurs externes est peu marquée; toutefois, au début, quand la turgescence de ces derniers est très grande, on peut les distinguer avec une plus grande netteté. En général, le péricycle est épais de trois à quatre assises cellulaires et se continue avec les mêmes caractères, aussi

bien en dehors des faisceaux ligneux que des faisceaux libériens, et même tout autour de la stèle. Toutefois, dans sa portion supra-libérienne, ce péricycle présente une ou plusieurs cellules sécrétrices irrégulièrement espacées. Ces cellules sécrétrices ne se distinguent des autres cellules péricycliques, ni par leur forme ni par leur taille, sur les coupes transversales; mais sur les coupes longitudinales, elles présentent un grand allongement. La présence de leur contenu permet d'ailleurs aisément de les mettre en évidence, même sur les coupes transversales.

En dedans des îlots de tubes précurseurs, les premiers tubes criblés se différencient, aux dépens des cellules plus petites qui leur font suite, mais leur différenciation demeure toujours peu accentuée, leur paroi acquiert un épaississement à peine plus marqué que dans les éléments qui les précèdent. Ces tubes criblés sont disposés en une assise irrégulière, au bord interne de l'îlot, et leur nombre est en rapport avec la largeur de cet îlot.

Ces tubes, au moment où ils ont acquis leur maximum de différenciation, ont une taille égale à celle des cellules qui leur font suite vers l'intérieur, mais notablement inférieure à celle des tubes précurseurs voisins. Leur forme polygonale est irrégulière, et leurs cribles ne sont pas toujours très distincts. Ensuite, les cellules qui leur font suite deviennent génératrices et produisent, à leur contact, des cellules nouvelles qui évoluent à leur tour en nouveaux tubes criblés.

A une époque peu avancée du développement, l'endoderme (E, fig. 66) acquiert, sur les faces latérales et transversales de ses cellules, des épaississements qui affectent toute la largeur de ces parois et permettent de les distinguer sûrement. On reconnaît mieux alors la limitation du péricycle et son homogénéité sur tout son pourtour, abstraction faite bien entendu des cellules sécrétrices; d'ailleurs ces cellules se trouvent d'ordinaire, au voisinage immédiat des tubes précurseurs, et peut-être doivent-elles être rattachées plus étroitement aux faisceaux libériens.

Larix europæa (fig. 67 et 68, Pl. VIII). — Dans la stèle assez homogène, au début de sa formation, les cellules sécrétrices déjà différenciées prennent une forme un peu arrondie, en section transversale, et une grosseur un peu supérieure à celle des autres éléments stéliques. Ensuite, les tubes précurseurs se forment et certains d'entre eux atteignent une grosseur égale à celle des cellules sécrétrices. En devenant turgescents, ils compriment les éléments qui les entourent et, en particulier, les cellules sécrétrices qui reprennent une forme polygonale plus ou moins marquée ; cela augmente davantage encore la ressemblance offerte par ces deux sortes d'éléments, sur les coupes transversales débarrassées de leur contenu protoplasmique.

Quand la racine possède deux faisceaux libériens, chaque îlot formé par les éléments précurseurs (*a*, fig. 67) est élargi tangentiellement, comme dans le *Thuia* ; toutefois il est plus épais, dans le sens radial, et ce n'est qu'exceptionnellement qu'on peut voir un seul tube précurseur acquérir une grosseur égale à l'épaisseur de l'îlot tout entier, surtout dans sa portion médiane. Les éléments précurseurs ne présentent pas entre eux une aussi grande différence, dans la forme et dans les dimensions, que ceux du *Thuia*, et le passage de ces éléments, soit avec les cellules péricycliques d'une part, soit avec les premiers tubes criblés d'autre part, ne se fait pas aussi brusquement que dans cette dernière plante. Souvent la racine du Mélèze d'Europe possède plus de deux faisceaux libériens ; alors chaque îlot d'éléments précurseurs (*a*, fig. 68) est à peine plus étendu, dans le sens tangentiel, que suivant le rayon et offre une forme plus ou moins arrondie. Le nombre des faisceaux modifie donc beaucoup l'aspect de ces îlots, tandis que la forme des faisceaux ligneux est beaucoup moins modifiée.

En dedans des îlots d'éléments précurseurs, les cellules qui leur font suite se différencient à leur tour en tubes criblés. Ces premiers tubes criblés (*t*, fig. 68) ont une grosseur un peu plus faible que les tubes qui les précèdent, et même, au

moment où ils ont acquis leur maximum de différenciation. leur paroi est peu épaissie et ils ne présentent pas les modifications caractéristiques à un degré bien marqué.

Les cellules sécrétrices paraissent, dans leur répartition, avoir encore des rapports assez étroits avec les faisceaux libériens ; leur disposition est en effet fort différente suivant qu'il y a deux ou trois faisceaux par exemple. Quand il y a trois faisceaux libériens, on trouve environ huit cellules sécrétrices (*s*, fig. 68), pour chaque faisceau, réparties pour la plupart, en dedans des éléments précurseurs, au voisinage immédiat des premiers tubes criblés, quelques-unes se montrant çà et là au voisinage du péricycle.

Ginkgo biloba (fig. 69 et 70, Pl. IX). — Les premières coupes transversales, menées au-dessus des cellules initiales de cette racine, montrent : une région stélique, assez homogène à cellules polygonales isodiamétriques en voie de cloisonnement actif; une région corticale à cellules aplaties suivant le rayon, dans sa portion interne, sans que leur disposition en files radiales soit bien appréciable, et sans que la limite entre la stèle et l'écorce soit nettement marquée.

Ensuite, comme dans le *Thuia*, en deux plages opposées de la stèle, les cellules cessent leur cloisonnement et acquièrent une taille plus grande pour devenir les éléments précurseurs. Ces éléments (*a*, fig. 69) forment ensemble un îlot, beaucoup plus étendu dans le sens tangentiel que suivant le rayon. Mais ces îlots ne sont pas homogènes comme dans le *Thuia*, ils contiennent en outre des cellules sécrétrices (*s*, fig. 69) qui peuvent se reconnaître assez nettement, même privées de leur contenu, par leur taille plus grande et leur contour circulaire. Ces cellules sécrétrices cessent de se cloisonner, encore plus tôt que leurs voisines, et acquièrent une longueur plus grande que les éléments précurseurs qui les entourent.

La présence de ces grandes cellules, de forme arrondie, donne au liber de la racine du *Ginkgo* un aspect tout à fait particulier. En dehors de ces cellules sécrétrices, ce sont les éléments précurseurs qui offrent la plus grande taille, parmi

les cellules de la stèle; toutefois, l'îlot formé par leur ensemble, n'est pas aussi nettement différencié que dans le *Thuia orientalis*, de même que leur taille ne présente pas, avec les cellules qui les avoisinent, la différence très grande signalée chez cette plante.

En dedans des éléments précurseurs, se différencient les premiers tubes criblés (*t*, fig. 70) qui ont en général une grosseur moindre que les tubes qui les précèdent, mais cependant, on constate que certains d'entre eux peuvent égaler la taille des plus gros éléments précurseurs.

Ces premiers tubes criblés, quand ils ont acquis leur maximum de différenciation, présentent sur leurs faces transversales des cribles bien distincts et de nombreuses plages criblées sur leurs faces longitudinales. Ces premiers tubes criblés se trouvent fréquemment au contact des grandes cellules sécrétrices, et les plages criblées paraissent, dans ce cas, communes à la paroi du tube criblé et à la paroi de la cellule sécrétrice contiguë. La différenciation du tissu criblé est d'ailleurs très marquée dans cette racine, et si les parois des tubes criblés n'acquièrent pas, dès le début, un épaississement et par suite une coloration notable, néanmoins les cribles sont des plus faciles à distinguer.

L'assise des premiers tubes criblés, souvent régulièrement placée en dedans des éléments précurseurs, est dans le *Ginkgo* moins régulièrement disposée et surtout ne se détache pas, avec la netteté habituelle, des éléments qui la précèdent. On passe, sans ligne de démarcation évidente, de la périphérie de la stèle à la région interne du liber. Il faut examiner à part chaque cellule pour pouvoir dire sûrement à quel tissu elle appartient.

Plus tard, les cellules de l'assise externe du péricycle s'accroissent beaucoup, suivant le rayon, formant une couronne claire à la périphérie de la stèle ; puis elles deviennent génératrices (*p*, fig. 70) en même temps, tout autour de la stèle.

Alors les premiers vaisseaux se différencient en file

radiale, et l'on constate alors que le péricycle, en face de ces vaisseaux, conserve une épaisseur égale à quatre assises cellulaires, tandis que les premiers tubes criblés, bien différenciés, ne sont séparés de l'endoderme que par le même nombre d'assises cellulaires. Ainsi, dans cette plante, en dehors des premiers tubes criblés, le péricycle et l'îlot d'éléments précurseurs ont ensemble un nombre d'assises correspondant à celui du péricycle supra-ligneux. Cela revient à constater que les éléments précurseurs tiennent ici une place moindre que dans la plupart des autres Conifères, et cette particularité s'accompagne d'une différenciation beaucoup plus accentuée des tubes criblés proprement dits. En effet, dans les autres Conifères que nous avons étudiées, les premiers tubes criblés sont séparés de l'endoderme, par un nombre d'assises cellulaires beaucoup plus grand.

Ainsi dans le *Thuia*, tandis que le péricycle a deux assises en dehors des faisceaux ligneux, les premiers tubes criblés sont séparés de l'endoderme par quatre cellules, dont deux doivent être attribuées aux éléments précurseurs. Dans le *Taxus baccata*, il y a deux assises supra-ligneuses et les premiers tubes criblés sont séparés de l'endoderme par sept à huit cellules.

Cupressus horizontalis (fig. 71 et 72, Pl. IX). — Cette racine ressemble beaucoup à celle du *Thuia orientalis*, en ce qui concerne la disposition du liber primitif et des cellules sécrétrices. Dans le voisinage immédiat du sommet, se différencient les cellules sécrétrices (1, fig. 71) qui acquièrent une grande longueur et présentent bientôt une section transversale, plus ou moins arrondie, mais sans que leur grosseur dépasse, de façon notable, celle des cellules qui les entourent. Ces cellules sécrétrices sont disposées suivant deux bandes irrégulières, très rapprochées l'une de l'autre, de part et d'autre du grand diamètre de la stèle, en dedans des futurs faisceaux libériens.

La limite de la stèle et de l'écorce est d'ailleurs assez distincte, par la forme et la taille différentes que possèdent

les cellules de ces deux régions. Au début, cette stèle présente une bande diamétrale dans laquelle les éléments ont une taille plus grande que dans les parties voisines. Cette disposition contraste complètement avec ce que nous trouvons dans d'autres racines, telles que celle du *Taxus baccata*, par exemple, où la même bande diamétrale est formée d'éléments beaucoup plus petits que ceux du reste de la stèle. C'est dans cette bande que se trouvent les cellules sécrétrices (*s*) et sa région médiane correspond aux futurs faisceaux ligneux.

Bientôt après, les éléments précurseurs (*a*, fig. 72) se différencient, suivant deux plages aplaties radialement, mais très étalées dans le sens tangentiel, formant au début deux larges taches claires, comme dans le *Thuia*.

Ces îlots sont séparés de l'endoderme, par une ou deux assises péricycliques. Tantôt la transition est brusque entre le péricycle et cet îlot ; à une cellule péricyclique de taille moyenne et un peu aplatie radialement, fait suite un tube précurseur de grande taille, surtout dans le sens radial ; tantôt, la différence de taille est beaucoup moins grande entre la cellule péricyclique et le tube précurseur qui lui fait suite. C'est surtout quand toute l'épaisseur de l'îlot est occupée par un seul tube précurseur très grand, que l'on constate cette transition si brusque entre les deux régions. Dans ce cas, d'ailleurs, la transition est aussi brusque au bord interne de l'îlot, entre le tube précurseur et le premier tube criblé, car le tube criblé est, lui aussi, plus ou moins aplati radialement, et de taille encore plus petite que la cellule péricyclique.

On a donc, dans ce cas, en dedans de l'endoderme, un péricycle tantôt simple, tantôt dédoublé ; puis un îlot de tubes précurseurs disposés en une seule assise, de telle façon que les plus gros d'entre eux sont situés au milieu de l'îlot, les autres ayant une taille qui va en décroissant de part et d'autre. Il résulte, de cette disposition des éléments précurseurs, que les extrémités de l'îlot paraissent moins nettement délimitées que sa portion moyenne, parce que leurs éléments

diffèrent peu, par la taille, des éléments qui leur font suite de part et d'autre.

Au contraire, la délimitation est nette au bord interne de l'îlot, où se trouvent les cellules qui évoluent directement en tubes criblés. Ces premiers tubes criblés (*l*, fig. 72), au nombre de huit à dix, forment ensemble une assise assez régulière qui diffère notablement, par la taille, des éléments précurseurs. Ces tubes criblés, quand ils ont acquis leur maximum de différenciation, ont leur paroi assez épaissie ; ils présentent d'une manière assez accentuée, l'aspect qui caractérise d'ordinaire les premiers tubes criblés, pour qu'on puisse, à ce moment, les reconnaître aisément comme tels. En dedans de cette première assise de tubes criblés, se trouve une autre assise de cellules qui se différencient, à leur tour, en nouveaux tubes criblés, de forme à peu près semblable aux premiers, mais de taille un peu plus grande.

C'est en dedans de ces nouveaux tubes criblés que se trouve située l'assise génératrice.

Taxus baccata (fig. 73 et 74, Pl. IX). — Au voisinage immédiat du sommet de la racine, il se fait une différence entre les cellules de la stèle et les cellules de l'écorce. Pendant que la stèle est encore formée de cellules petites et isodiamétriques, l'écorce est composée de cellules plus grandes qui accusent déjà une forme aplatie dans le sens du rayon.

Toutefois, cette différence n'est pas très tranchée, et la limite entre ces deux régions demeure encore peu distincte, si l'on ne tient compte que de la forme et de la disposition de leurs cellules. Un peu plus tard, certaines cellules se distinguent des autres cellules de la région stélique par une grosseur plus considérable ; ce sont les cellules sécrétrices (*s*, fig. 73). Ces cellules sécrétrices sont disposées, suivant deux bandes irrégulières, qui correspondent au bord externe des futurs faisceaux libériens. Alors commencent à se différencier les éléments précurseurs. Ils cessent de se

cloisonner, puis grossissent et forment ensemble deux îlots très allongés, dans le sens tangentiel.

Ces deux îlots sont séparés l'un de l'autre, par une bande diamétrale formée de cellules de taille un peu plus petite, et tandis que ces cellules ont une forme un peu allongée, dans le sens du diamètre correspondant à cette bande, les éléments précurseurs présentent un léger allongement dans la direction perpendiculaire à cette bande. Pour nous, le péricycle formé de deux assises, en dehors des faisceaux ligneux, doit être considéré comme ayant la même épaisseur, sur tout le pourtour de la stèle, et les nombreuses cellules, situées entre ces deux assises péricycliques et les premiers tubes criblés, doivent être rattachées aux faisceaux libériens. Si l'on suit le développement de cette racine, on constate que la portion du liber primaire, constituée par les premiers tubes criblés proprement dits s'atrophie, puis disparaît, lors de l'épaississement des formations secondaires internes et externes; tandis que deux ou plusieurs assises, correspondant aux éléments précurseurs, subsistent en dehors de lui. Cette constatation pourrait faire rattacher ces assises, et par conséquent les éléments précurseurs, au péricycle plutôt qu'au liber. Mais en comparant ces éléments, dans la racine et dans la tige, et en choisissant pour cette comparaison de jeunes plantules, on voit que ces grandes cellules supra-libériennes subissent une différenciation, de plus en plus grande, à mesure qu'on s'élève dans l'axe hypocotylé où elles partagent complètement le sort des tubes criblés.

C'est pour cette raison, déjà exposée à propos du *Thuia orientalis*, que nous réunissons toujours au liber ces îlots formés d'éléments tubulaires, sous le nom d'*éléments précurseurs*, quel que soit d'ailleurs leur degré de différenciation.

Nous avons fait remarquer, plusieurs fois, qu'il est en général difficile d'établir une ligne de démarcation précise, entre le péricycle et les éléments précurseurs externes;

cela tient précisément à la différenciation progressive que présentent ces éléments, à mesure qu'ils deviennent plus rapprochés du centre. On peut, en général, prendre pour l'épaisseur du péricycle, celle qu'il présente, en dehors des faisceaux ligneux, qui est d'ordinaire facile à établir, avec certitude ; alors on dira que, dans la racine de la plupart des Gymnospermes, le péricycle a la même épaisseur tout autour de la stèle. Toutefois, il n'y a là qu'une règle générale, souffrant des exceptions, telles que celle offerte par le *Ginkgo biloba* par exemple, où le péricycle est beaucoup plus mince en face des faisceaux libériens que des faisceaux ligneux.

Un peu avant que se différencient les premiers vaisseaux, les cellules sécrétrices présentent leur maximum de différenciation, tandis que les éléments précurseurs de leur côté continuent à s'accroître. A ce moment, les cellules sécrétrices ont un contour nettement arrondi qui permet de les reconnaître, en dehors de la présence de leur contenu. Elles sont au nombre de huit à douze, pour chaque faisceau libérien, et cela dans une racine de grosseur moyenne. Elles présentent entre elles une grande différence de taille, due parfois, comme nous l'avons dit ailleurs (1), à ce que la coupe rencontre les unes dans leur portion moyenne, tandis que les autres sont rencontrées au voisinage de leur extrémité. Les plus externes de ces cellules sont séparées de l'endoderme, par deux assises, tandis que les plus internes en sont séparées, au moins, par cinq assises. Il résulte, de ce que nous avons dit précédemment, que ces cellules sécrétrices doivent être rattachées au faisceau libérien. Elles font partie de l'îlot des éléments précurseurs et sont réparties surtout dans sa région externe. Plus tard, comprimées par les éléments précurseurs qui deviennent plus turgescents, les cellules sécrétrices perdent leur contour circulaire et deviennent plus ou moins polygonales. Comme, d'autre part, les élé-

(1) *Loc. cit.*

ments précurseurs (*a*, fig. 74) grossissent, il arrive que la section de ces deux sortes d'éléments diffère fort peu et qu'il devient désormais bien difficile de les distinguer les uns des autres, en dehors de leur contenu. Pour constater le changement que nous signalons, il suffit d'examiner les figures qui représentent deux états successifs, mais assez rapprochés l'un de l'autre (fig. 73 et 74), et de les comparer entre elles, en ce qui concerne les deux plages de grandes cellules, situées de part et d'autre de la bande diamétrale des petites cellules.

Dans la seconde phase représentée (fig. 74), l'endoderme (E) est bien indiqué, par les épaississements latéraux de ses cellules. En dedans de lui, se voit le péricycle formé de deux assises dont les cellules sont à peu près semblables, sur tout le pourtour de la stèle. Les faisceaux ligneux, allongés radialement, sont réunis l'un à l'autre, par une bande de cellules notablement allongées, dans le sens du diamètre ligneux. De chaque côté de cette bande, qui était déjà indiquée dans la phase précédente, l'espace compris en dedans du péricycle est occupé par des cellules beaucoup plus grandes, disposées, dans sa portion moyenne, en quatre ou cinq assises irrégulières qui représentent les éléments précurseurs et les cellules sécrétrices.

Quelques-unes de ces cellules sécrétrices ont encore conservé une taille et un contour qui permettent de les distinguer. Sur les côtés de chaque îlot, les cellules correspondant aux rayons sont un peu plus petites. En dedans de ces îlots, se trouvent les premiers tubes criblés qui vont se différencier, aux dépens des cellules faisant suite aux tubes précurseurs internes. Ces premiers tubes criblés ont une taille moindre que les éléments qui les précèdent et sont disposés, en une assise assez régulière, au nombre de douze environ.

Cette assise, même quand les premiers tubes criblés ont acquis leur maximum de différenciation, ne se détache pas nettement, parce que ces tubes criblés ne présentent ni dans

leur forme, ni dans leur taille, une différence bien grande avec les cellules qui leur font suite, et que les modifications caractéristiques de leur paroi sont très peu accusées.

Gnétacées.

Gnetum Gnemon (fig. 75, Pl. IX). — Au voisinage du sommet de la racine, la stèle se distingue de l'écorce par ses cellules isodiamétriques, plus petites que les cellules corticales de forme tabulaire. Tout d'abord, les cellules stéliques sont semblables entre elles, mais bientôt, suivant deux plages parallèles, les cellules grossissent davantage, en prenant une forme un peu allongée suivant le rayon. On obtient ainsi un aspect de la stèle, qui rappelle beaucoup celui que nous avons trouvé chez certaines Conifères et aussi dans l'Éphèdre. Ces îlots de cellules plus grandes sont très allongés, dans le sens tangentiel, et dirigés dans le sens du grand axe de l'ellipse que représente la coupe de cette racine. Ils rappellent, par leur disposition, les îlots d'éléments précurseurs des Conifères et ils sont en effet situés comme eux en dehors des futurs faisceaux libériens. Toutefois, ces îlots ne sont pas comparables aux précédents en ce qui concerne leur structure. En effet, on voit bientôt certaines de leurs cellules grossir encore plus que les autres et épaissir leur paroi notablement (*f*, fig. 75). Ces grosses cellules qui se différencient ainsi, à peu de distance du sommet, sont disposées côte à côte en une ou deux assises formant ensemble un arc très étalé. Ayant cessé très tôt de se cloisonner, elles sont très allongées, suivant l'axe de la racine, terminées en pointe, et deviennent des fibres qui acquièrent, par la suite, une épaisseur considérable de leur paroi.

Cet arc fibreux est séparé de l'endoderme, par deux assises, qui sont demeurées parenchymateuses et ont, dans le sens de l'axe de la racine, une longueur beaucoup moindre que les fibres précédentes. De plus leurs extrémités sont cylindriques et terminées par des cloisons transversales planes.

En dedans de l'arc fibreux se trouvent deux autres assises (*a*, fig. 76), qui sont aussi à l'état de parenchyme et qui, par tous leurs caractères, ressemblent aux deux assises périphériques.

C'est en dedans de cet ensemble que se différencient des éléments un peu moins gros et de longueur plus grande, qui présentent bientôt, sur leurs faces longitudinales, de petites plages criblées très étroites mais assez épaisses, formant saillie comme autant de petits boutons. En dedans de ces tubes, dont la membrane demeure mince et en somme peu différenciée, se différencient d'autres éléments semblables, par leur forme et par leur taille, mais qui acquièrent un degré de différenciation plus élevé (*t*, fig. 76). Ils possèdent alors, sur leurs faces transversales d'ordinaire un peu obliques, des cribles bien distincts, et, sur leurs faces longitudinales, de nombreuses petites plages criblées saillantes, sur la paroi elle-même épaissie. Ces tubes criblés forment une bande très étalée, presque rectiligne. Quelques-unes des cellules de cette bande criblée n'évoluent pas ainsi en tubes criblés, mais en demeurent néanmoins peu distinctes, car elles ont même forme et même taille. Les cellules situées en dedans de cette bande deviennent ensuite génératrices.

CONCLUSIONS

L'étude du développement des premiers tubes criblés, que nous avons faite dans les divers groupes de plantes vasculaires, fournit un certain nombre de résultats dont les uns intéressent le mode de formation de la stèle et de l'écorce, et par suite la structure générale de la racine, et dont les autres, d'ordre particulier, sont relatifs aux premiers tubes criblés, objet spécial de cette étude.

Nous allons résumer, parmi les uns et les autres, ceux qui présentent une importance particulière.

A. — La forme de la cellule initiale exerce une influence très grande sur la structure de la racine.

1° Quand cette cellule est tétraédrique, il y a formation de six secteurs qui conservent chacun leur autonomie et dont on peut suivre les diverses modifications jusqu'à l'état adulte (la plupart des Cryptogames vasculaires).

2° Quand la cellule initiale offre plus de trois faces internes, les segments qu'elle produit ne conservent pas leur autonomie et n'offrent aucune disposition régulière et constante, susceptible d'être déterminée (Marattinées, Osmondacées, Phanérogames).

B. — La séparation de l'écorce et de la stèle paraît aussi exercer sur la structure une influence non moins grande, suivant qu'elle est primitive ou secondaire.

1° Quand cette séparation est précédée de la formation de six secteurs, dans le plan transversal, comme chez beaucoup de Cryptogames vasculaires, on peut prédire la destinée de ces six secteurs, avant même que les éléments qui les composent présentent aucune différenciation spéciale. Deux de ces secteurs, diamétralement opposés, produisent des faisceaux ligneux ; les quatre autres, groupés deux à deux, produisent des faisceaux libériens.

Le nombre des faisceaux libériens ou ligneux est constant et égal à deux.

2° Quand la séparation de l'écorce et de la stèle est primitive, comme chez les Phanérogames et les Équisétacées, à l'exception de quelques grandes cellules centrales qui évoluent en vaisseaux, on ne saurait indiquer d'avance la destinée des éléments primitifs de la stèle qui, sur les coupes transversales, forment un méristème plus ou moins homogène.

Le nombre des faisceaux libériens ou ligneux est susceptible de nombreuses variations.

Toutefois, malgré leur séparation précoce, la stèle et l'écorce ne présentent pas, chez les Équisétacées, l'indépendance relative qu'elles montrent d'ordinaire chez les Phanérogames. Elles conservent entre elles un rapport constant, qu'exprime la relation $N = m + n$, dans laquelle N repré-

sente le nombre des cellules endodermiques, m le nombre des premiers tubes criblés, et n le nombre des premiers vaisseaux.

C. — Quand la stèle possède six secteurs primitifs, elle peut être aussi séparée en trois régions concentriques : 1° une région périphérique, qui produit le péricycle et les premiers tubes criblés ; 2° une région moyenne, qui fournit tous les autres tubes criblés et les premiers vaisseaux ; 3° une région centrale, qui ne produit que des vaisseaux.

Alors les premiers tubes criblés et les premiers vaisseaux ont une origine différente.

Les premiers tubes criblés naissent aux dépens de la région périphérique de la stèle, suivant deux modes principaux.

1° Tantôt ils sont produits par dédoublement tangentiel d'une portion de la région périphérique qui demeure continue, en dehors d'eux, formant le péricycle (la plupart des Fougères, Marsiliacées).

2° Tantôt la portion de la région périphérique qui leur correspond est toute entière employée à leur formation, et il n'y a pas de péricycle en dehors d'eux (*Azolla*).

D. — Quand la formation des six secteurs est précédée de la séparation de l'écorce et de la stèle, la région périphérique de la stèle est supprimée. Il n'y a pas de péricycle du tout.

Alors les premiers tubes criblés et les premiers vaisseaux sont produits par la même assise, qui est l'assise externe de la stèle (Équisétacées).

E. — Quand il n'y a pas formation de six secteurs, les premiers tubes criblés prennent naissance de deux manières différentes.

1° Parfois ils se forment à la périphérie de la stèle. Il n'y a pas de péricycle en dehors d'eux (*Ophioglossum*).

2° En général, ils se forment plus ou moins profondément à l'intérieur de la stèle. Il y a alors un péricycle en dehors d'eux (*Osmonda*, Phanérogames).

F. — La composition du faisceau libérien est variable suivant les plantes.

1° Les premiers tubes criblés peuvent exister seuls (Fougères, Liliacées).

2° Ils peuvent être accompagnés de cellules annexes régulièrement disposées (Équisétacées, Graminées).

3° Ils peuvent être entremêlés d'autres cellules disposées irrégulièrement, comme dans la majorité des Phanérogames.

G. — Chez les Gymnospermes, les premiers tubes criblés sont précédés d'éléments offrant des caractères intermédiaires, que nous avons appelés tubes précurseurs. Aussi la différenciation des premiers tubes criblés est-elle plus tardive que dans les autres végétaux. En outre, cette différenciation est localisée sur de petites plages en saillie, la plus grande partie de leur paroi ne présentant qu'une modification peu appréciable.

H. — Chez les Cryptogames vasculaires et les Angiospermes, les premiers tubes criblés, qu'ils soient situés au contact de l'écorce ou en dedans du péricycle, présentent une modification appréciable de leur paroi entière.

I. — Tous les premiers tubes criblés ont une phase de différenciation maxima, correspondant à l'apparition des cribles. Pendant cette phase, ils présentent un aspect caractéristique, généralement très accusé, souvent même beaucoup plus marqué que dans les tubes criblés qui leur font suite.

J. — Enfin, si l'on met à part les Gymnospermes, dont les premiers tubes criblés sont précédés par d'autres éléments moins différenciés qu'eux, on peut formuler la loi suivante, à laquelle nous n'avons rencontré qu'une seule exception, fournie par l'*Azolla* (1). Dans la racine, les premiers tubes criblés se différencient avant les premiers vaisseaux.

(1) *Loc. cit.*, p. 366.

EXPLICATION DES PLANCHES (1)

Les traits marqués en pointillé indiquent des cloisons formées depuis la phase de développement représentée dans la figure précédente.

1, cloison tangentielle séparant, dans chaque segment primitif, l'écorce externe et l'écorce interne.

I, cloison tangentielle séparant l'écorce et la stèle.

2, cloison tangentielle séparant l'assise sus-endodermique et l'endoderme.

II, cloison tangentielle séparant, dans chaque secteur, la région périphérique de la stèle.

III, cloison tangentielle séparant, dans chaque secteur, la région moyenne et la région centrale.

F, cloison presque radiale partageant chaque segment initial en deux secteurs.

s_1, petit secteur ; S_1, grand secteur, produits par le premier segment.

s_2, petit secteur; S_2, grand secteur, produits par le second segment.

s_3, petit secteur; S_3, grand secteur produits par le troisième segment.

H, limite commune aux deux secteurs S_1 et s_3.

H', limite commune aux deux secteurs s_2 et S_2.

PLANCHE I.

Fig. 1. — *Lygodium scandens*. Coupe transversale menée au voisinage immédiat du sommet de la racine, montrant la formation des six secteurs dont un seul (S_2) présente la subdivision de sa portion stélique, en trois régions concentriques.

Fig. 2. — Coupe de la même racine menée au-dessus de la précédente. Les deux grands secteurs (S_1, S_3) sont subdivisés aussi par la cloison III. — *p*, cloison radiale partageant la région périphérique de chaque secteur en deux cellules.

Fig. 3. — État plus âgé que le précédent. — *c*, cloison tangentielle dédoublant une des cellules périphériques ; *m*, cellule interne; N, cellule externe provenant de ce dédoublement; *m'*, cellule interne; *a*, cloison partageant la région moyenne du grand secteur (S_2) ; *d*, première cloison radiale ; *e*, seconde cloison radiale divisant la région moyenne du petit secteur (s_2).

Fig. 4. — État plus avancé que le précédent. — *b*, cloison radiale divisant la cellule mère (*m'*) en deux tubes criblés (*t*, *t*) ; *f*, cloison tangentielle séparant en deux cellules superposées la moitié supérieure de la région

(1) Afin de ménager l'espace, on a supprimé dans toutes les figures la plus grande partie de l'écorce, ne conservant qu'une portion de l'écorce interne, dans les cas où cette écorce interne se sépare tardivement de la stèle.

moyenne du grand secteur (S_1) ; g, cloison tangentielle dédoublant la région moyenne du grand secteur (S_2) en deux cellules qui se divisent à leur tour chacune par une cloison radiale ; h, cloison oblique partageant la portion interne du petit secteur (s_2) en deux cellules superposées ; i, première cloison radiale ; j, seconde cloison radiale divisant la région moyenne du grand secteur (S_3) ; u, cloison divisant la portion interne du petit secteur (s_3) ; k, cloison radiale subdivisant la région moyenne de ce petit secteur (s_3).

Fig. 5. — État plus avancé que le précédent. — l, cloison radiale partageant en deux cellules la portion inférieure de la région moyenne du grand secteur (S_1) ; n, cloison radiale partageant la moitié externe de la région moyenne du même secteur (S_1) ; o, cloison radiale divisant la cellule supérieure externe de la région moyenne du grand secteur (S_2) ; q, cloison radiale partageant la portion supérieure de la région moyenne du petit secteur (s_2) ; r, cloison tangentielle dédoublant la portion inférieure de la région moyenne du petit secteur (s_2) en deux cellules superposées dont l'externe se divise, par la cloison radiale (x) ; y, cloison radiale partageant la portion supérieure de la région moyenne du petit secteur (s_3).

Fig. 6. — La coupe menée au-dessus des précédentes est assez éloignée du sommet et représente un état voisin de l'état adulte. — v, vaisseau médian ; v_1, vaisseau latéral, produits l'un et l'autre par la région moyenne du grand secteur (S_1) ; V, vaisseau de la région centrale du grand secteur (S_3) ; A, vaisseau non encore lignifié de la région centrale du grand secteur (S_1) ; B, vaisseau non encore lignifié de la région centrale du grand secteur (S_2).

Fig. 7. — *Adiantum setulosum*. Coupe menée au voisinage du sommet de la racine. — c, cloison tangentielle séparant en deux cellules superposées l'une des cellules de la région périphérique du grand secteur (S_1) ; b, cloison radiale partageant la cellule interne, née du dédoublement précédent, en deux cellules mères des premiers tubes criblés ; m, m, les cellules mères des premiers tubes criblés du petit secteur (s_2) ; d, cloison tangentielle dédoublant une cellule périphérique de S_2.

Fig. 8. — État plus avancé que le précédent. — t, t, t, t, premiers tubes criblés présentant leur maximum de différenciation. On voit à droite quatre tubes criblés pareils aux précédents produits par s_2.

PLANCHE III

Fig. 9. — *Adiantum cardiochlœna*. — Coupe menée au voisinage du sommet, montrant les premiers cloisonnements des secteurs.

Fig. 10. — État un peu plus avancé que le précédent. — c, cloison tangentielle séparant, en deux cellules superposées, la moitié de la région périphérique du grand secteur (S_1) et du petit secteur (s_2).

Fig. 11. — État plus âgé. — t, t, t, t, premiers tubes criblés en voie de différenciation.

Fig. 12. — État encore plus âgé que le précédent. — t, t, t, t, premiers tubes criblés d'origine périphérique ; t_1, t_1, t_1, t_1, tubes criblés provenant de la région moyenne du petit secteur (s_3). Ensemble, ces huit tubes criblés forment un arc continu qui paraît avoir une origine unique.

Fig. 13. — *Acrostichum crinitum*. — Coupe menée non loin du sommet. — c, cloison tangentielle séparant une des cellules de la région périphérique,

en deux cellules, dont l'interne, par une cloison radiale, produit deux cellules mères des premiers tubes criblés (m, m) ; D_1, écorce interne formée de quatre assises en dehors de l'endoderme.

Fig. 14. — État plus âgé. — t, t, t, t, premiers tubes criblés présentant leur maximum de différenciation ; P, assise interne ; P_1, assise externe du péricycle.

Fig. 15. — Coupe menée dans une autre racine de la même espèce, montrant une disposition particulière des premiers tubes criblés. — A gauche, premiers tubes criblés (t, t) produits à la façon habituelle ; à droite, premiers tubes criblés externes (t, t) et premiers tubes criblés internes (t^o, t^o) provenant du dédoublement de la même région périphérique ; P, assise interne ; P_1, assise externe du péricycle ; D_1, écorce interne formée de sept à huit assises.

Fig. 16. — *Polypodium vulgare*. État jeune. — c, cloison tangentielle dédoublant une cellule périphérique, en une cellule externe et une cellule interne (M) ; m, m, cellules mères des premiers tubes criblés, formés par le cloisonnement radial de la cellule interne (M) ; D_1, écorce interne formée de quatre assises.

Fig. 17. — État plus avancé que le précédent. — t, t, t, t, premiers tubes criblés lors de leur maximum de différenciation ; D_1, écorce interne de cinq ou six assises.

Fig. 18. — *Doryopteris palmata*. État jeune. — A gauche, les cellules mères des premiers tubes criblés (m, m) encore indivises. A droite, premiers tubes criblés (t, t) nés du cloisonnement radial d'une cellule mère ; m, cellule qui évolue directement en tube criblé, sans se diviser par cloisonnement radial.

Fig. 19. — État plus avancé que le précédent. — t, t, t, premiers tubes criblés présentant leur maximum de différenciation ; D_1, écorce interne de six assises.

PLANCHE IV

Fig. 20. — *Pteris serrulata*. État jeune. — A droite, les deux premiers tubes criblés inférieurs (t, t) proviennent d'un cloisonnement radial de la même cellule mère ; le premier tube criblé supérieur (t) évolue directement.

Fig. 21. — *Didymochlæna lunulata*. État jeune. — c, cloison tangentielle dédoublant une cellule périphérique, en deux cellules dont l'interne, par cloisonnement radial, produit les deux cellules mères des premiers tubes criblés que l'on voit à gauche (m, m).

Fig. 22. — État plus avancé que le précédent. — t, t, t, premiers tubes criblés au nombre de cinq ou six de chaque côté, auxquels s'ajoutent de nombreux tubes criblés formés aux dépens de la région moyenne des secteurs (S_2, s_3 et S_1, s_2).

Fig. 23. — *Nephrolepis exaltata*. État jeune. — c, cloison tangentielle dédoublant une cellule périphérique, en deux cellules superposées, dont l'interne donnera naissance aux premiers tubes criblés.

Fig. 24. — *Alsophila australis*. État jeune. — c, cloison tangentielle dédoublant une cellule périphérique ; m, cellule mère des premiers tubes criblés.

Fig. 25. — Coupe d'une autre racine de la même espèce que la précédente, montrant une autre disposition des premiers tubes criblés. — A gauche, huit premiers tubes criblés, dont quatre proviennent de la région péri-

phérique de S_1 et quatre de la région périphérique de s_2 ; à droite, quatre premiers tubes criblés (t,t) provenant de la région périphérique de s_2 ; M, M, cellules mères, provenant de la région périphérique de S_2, qui se divisent par deux cloisons en croix, pour donner chacune quatre premiers tubes criblés.

Fig. 26. — *Osmunda palustris*. — t,t, premiers tubes criblés formant, de chaque côté, un arc assez allongé ; P, assise interne ; P_1, assise externe du péricycle.

PLANCHE V

Fig. 27. — *Ophioglossum vulgatum*. Coupe menée au voisinage du sommet, montrant un méristème en apparence assez homogène.

Fig. 28. — État un peu plus avancé que le précédent. — t, t, premiers tubes criblés qui commencent à se différencier suivant une bande unilatérale.

Fig. 29. — État plus avancé. — t, t, premiers tubes criblés présentant leur maximum de différenciation ; P, péricycle en dehors du faisceau ligneux ; E, endoderme çà et là dédoublé.

Fig. 30. — *Botrychium lunaria*. — Coupe menée très près du sommet montrant un méristème assez homogène.

Fig. 31. — État un peu plus avancé. — t, t, premiers tubes criblés qui commencent à se différencier, formant de chaque côté un arc assez étendu ; E, E_1 endoderme en voie de dédoublement, à gauche.

Fig. 32. — État plus avancé que les précédents. — t, t, premiers tubes criblés présentant leur maximum de différenciation ; E_2, assise externe présentant les plissements caractéristiques de l'endoderme ; E_1, E, assises internes provenant de dédoublements successifs de la même région endodermique demeurée simple en d'autres points.

Fig. 33. — *Azolla filiculoides*. État jeune montrant les six secteurs de même taille. — p, cloison radiale divisant la région périphérique du secteur gauche supérieur (S_1) et de son opposé (s_2) en deux cellules inégales, dont la plus petite deviendra le premier tube criblé ; f, cloison oblique partageant la portion interne du secteur médian supérieur (s_1) et du secteur opposé (S_3) en deux cellules très inégales correspondant à une région moyenne et à une région centrale.

Fig. 34. — État plus avancé. — v, vaisseau différencié aux dépens de la région moyenne des deux secteurs (s_1, S_3) ; t, tube criblé présentant son maximum de différenciation, formé aux dépens de l'épaisseur entière de chaque portion de la région périphérique correspondante.

Fig. 35. — État plus âgé que les précédents. — v, petit vaisseau de la région moyenne ; V, grand vaisseau de la région centrale des secteurs (s_1, S_3) ; t, tube criblé après sa phase de différenciation maxima.

Fig. 36. — *Marsilia Drummondii*. Radicelle née d'une racine. État jeune. — Un secteur (S_3) est plus grand que les cinq autres qui ont une taille semblable.

Fig. 37. — État un peu plus avancé. La cloison tangentielle (III), séparant une région moyenne et une région centrale, ne se fait que dans le grand secteur (S_3) ; d, première cloison ; e, seconde cloison radiale divisant la région moyenne du grand secteur (S_3) ; p, cloison radiale divisant la région périphérique des secteurs (S_1, s_2) ; f, cloison oblique partageant la portion interne du secteur (s_1) en une région moyenne (v) et une région centrale plus grande (V').

Fig. 38. — État plus avancé. — *t*, tube criblé présentant son maximum de différenciation; *v*, vaisseau médian de la région moyenne ; v_1, vaisseau latéral de la région moyenne du secteur (S_3) ; *v'*, vaisseau de la région moyenne du secteur (s_1) ; V', vaisseau de la région centrale de s_1.

Fig. 39. — État plus âgé que les précédents. — *t*, tube criblé après sa phase de différenciation ; V, grand vaisseau de la région centrale de S_3 bien différencié.

PLANCHE VI

Fig. 40. — *Marsilia Drummondii*. Racine née de la tige. Coupe transversale menée très près du sommet, montrant un premier état de développement. — G, cloison séparant chacun des trois segments primitifs; F, cloison presque radiale séparant, dans chaque segment, un petit secteur (*s*) et un grand secteur (S) ; H, celle des cloisons qui sépare le premier segment du troisième segment; H', cloison radiale qui divise le deuxième segment en deux secteurs inégaux (s_2 et S_2).

Fig. 41. — Coupe menée au-dessus de la précédente, montrant un second état de développement. — Les deux secteurs (S_1 et S_2) ont séparé leur région moyenne et leur région centrale, par la cloison tangentielle (III).

Fig. 42. — État plus avancé que le précédent. — Le petit secteur (s_1) a produit une cloison tangentielle (III) qui sépare sa région moyenne et sa région centrale ; *p*, cloison radiale divisant la région périphérique de chaque secteur ; *e*, cloison radiale divisant l'endoderme des quatre secteurs libériens (s_3, S_1, s_2, S_2) ; *c*, cloison tangentielle dédoublant la moitié de la région périphérique des secteurs (S_1 et s_2) ; *d*, cloison oblique de la région moyenne du grand secteur (S_2) ; *f*, cloison radiale de la région interne du petit secteur (s_2) ; *g*, cloison radiale de la région moyenne du grand secteur (S_3) ; *h*, cloison très oblique de la région interne du petit secteur (s_3).

Fig. 43. — État plus avancé que le précédent. — *b*, cloison radiale divisant la cellule interne, née du dédoublement tangentiel de la région périphérique ; *i*, première cloison ; *j*, seconde cloison radiale de la région moyenne du grand secteur (S_1) ; *k*, première cloison ; *l*, seconde cloison radiale de la région moyenne du petit secteur (s_1) ; *n*, cloison radiale de la région moyenne du grand secteur (S_2) ; *o*, cloison radiale de la région moyenne interne du grand secteur (S_2) ; *q*, cloison radiale de la région interne supérieure du petit secteur (s_2) ; *r*, cloison radiale de la région moyenne du grand secteur (S_3) ; *s*, cloison radiale de la région moyenne externe du petit secteur (s_3) ; *u*, cloison oblique de la région moyenne interne du petit secteur (s_3).

Fig. 44. — État plus avancé que le précédent. — *b'*, cloison radiale de la région périphérique interne des secteurs (S_1 et s_2), donnant de chaque côté deux cellules qui vont évoluer directement, en autant de tubes criblés (*t t'*) ; *t*, premier tube criblé lors de son maximum de différenciation.

Fig. 45. — État plus avancé que le précédent. — *t*, premier tube criblé après sa phase de différenciation ; *t'*, tube criblé, d'origine périphérique, appartenant à gauche au grand secteur (S_1), à droite au petit secteur (s_2) ; t_1, tube criblé de la région moyenne des secteurs (s_3 et S_2) ; *t''*, tube criblé de la région périphérique des secteurs (S_1 et s_2) ; t_2, tube criblé de la région moyenne des secteurs (s_3 et S_2) ; n_1, cloison radiale de la région moyenne du grand secteur (S_2) ; u_1, cloison radiale de la région moyenne interne du petit secteur (s_3).

Fig. 46. — État plus avancé que le précédent. — T, T, T, T, tubes criblés de la région moyenne des quatre secteurs (S_1, S_2, s_2, s_3) montrant leur maximum de différenciation; *t*, *t*, *t'*, *t'*, *t''*, *t''*, tubes criblés de la région périphérique des secteurs (S_1 et s_2); t_1, t_1, t_2, t_2, tubes criblés de la région moyenne externe des secteurs (s_3, S_2), se montrant tous en voie de régression.

Fig. 47. — État encore plus âgé que les précédents. — *v*, vaisseau médian de la région moyenne des secteurs (s_1 et S_2); v_1, vaisseau latéral de la région moyenne des secteurs (s^1 et S_2); V, grand vaisseau de la région centrale des secteurs (s_1 et S_2); A, grand vaisseau de la région centrale de S_1; B, grand vaisseau de la région centrale de S_2; T, T, T, T, tubes criblés persistants; C, cellules de la région moyenne des secteurs (s_3, S_1, S_2, s_2).

PLANCHE VII

Fig. 48. — *Equisetum ramosissimum*. Premier type. — I, cloison tangentielle séparant l'écorce et la stèle; 1, première cloison tangentielle de l'écorce; 2, seconde cloison tangentielle de l'écorce; 3, troisième cloison tangentielle de l'écorce; *a*, première cloison radiale de l'écorce; F, cloison oblique divisant chaque segment stélique en un grand et un petit secteur; III, cloison tangentielle séparant dans chaque grand secteur une région centrale et une région externe qui correspond à la région moyenne des Fougères et de la Marsilie; *i*, cloison peu oblique divisant la cellule mère primitive en deux cellules inégales; *k*, cloison très oblique partageant la plus grande des deux cellules précédentes; *t*, premier tube criblé; *n*, *n*, cellules annexes.

Fig. 49. — État un peu plus avancé que le précédent. — 4, cloison tangentielle dédoublant la région endodermique primitive, en endoderme et assise sus-endodermique plissée; *t*, *t*, *t*, *t*, premiers tubes criblés présentant leur maximum de différenciation; *n*, *n*, cellules annexes des tubes criblés; *o*, *o*, cellules centrales des deux grands secteurs latéraux; V, grand vaisseau de la région centrale du grand secteur inférieur; *v*, vaisseau de la région externe du petit secteur supérieur; *v'*, vaisseau de la région externe du grand secteur inférieur.

Fig. 50. — État encore plus avancé. — *t*, *t*, *t*, *t*, tubes criblés après leur phase de différenciation; *v*, *v'*, vaisseaux externes en voie de différenciation; V, vaisseau central encore peu différencié; E', assise sus-endodermique plissée.

Fig. 51. — *Equisetum ramosissimum*. Deuxième type. — I, cloison séparant l'écorce et la stèle; 1, première cloison tangentielle externe de l'écorce; 2, deuxième cloison tangentielle de l'écorce; *a*, première cloison radiale de l'écorce; *b*, deuxième cloison radiale de l'écorce se faisant dans les deux premiers segments; F, cloison oblique divisant chaque segment stélique en deux secteurs inégaux; III, cloison tangentielle séparant dans chaque grand secteur une région centrale et une région externe; *f*, cloison radiale partageant la cloison externe de chaque grand secteur; *o*, *o*, *o*, région centrale des trois grands secteurs. En dehors de l'écorce, on voit quatre assises appartenant à la coiffe.

Fig. 52. — État un peu plus avancé que le précédent. — *h*, cloison tangentielle séparant chacun des petits secteurs latéraux en portion interne (D) et externe; C, cellule externe du grand secteur inférieur; C', cellule externe du grand secteur latéral; *o'*, *o'*, *o'*, *o'*, cellules provenant du cloison-

nement radial de la région centrale des deux grands secteurs latéraux; 4, cloison tangentielle séparant la région endodermique primitive en endoderme et assise sus-endodermique; b', cloison radiale divisant chacune des trois assises corticales internes superposées au petit secteur (s_1); i, cloison oblique partageant une cellule externe en deux cellules inégales.

Fig. 53. — État plus avancé que le précédent. — f', cloison radiale partageant le petit secteur (s_1) en une cellule droite qui demeure indivise et devient un vaisseau (v), et une cellule gauche qui est une cellule mère de premier tube criblé; k, cloison très oblique séparant un tube criblé et une cellule annexe; g, cloison radiale partageant la cellule externe (C) du grand secteur inférieur en une cellule mère de tube criblé à droite et un vaisseau (v) à gauche; b'', cloison radiale partageant chacune des trois assises corticales internes superposées au petit secteur droit; b''', cloison radiale partageant chacune des trois assises corticales internes superposées au grand secteur inférieur; $t, t, t, t, t, t, t, t, t$, tubes criblés présentant leur maximum de différenciation; il y a quatre tubes criblés, constituant un faisceau libérien gauche, avec huit cellules annexes; et cinq tubes criblés, constituant le faisceau libérien droit, avec neuf cellules annexes, les deux tubes criblés inférieurs de ce côté étant séparés par une seule cellule annexe.

Fig. 54. — État plus avancé que les précédents. — Les tubes criblés (t) possèdent leur maximum de différenciation; N, cellule annexe commune aux deux tubes criblés inférieurs du faisceau libérien droit; D', cellules provenant du cloisonnement radial des cellules internes (D); V, vaisseau résultant de la transformation de la cellule centrale (o) du grand secteur inférieur; V', vaisseau résultant de la transformation d'une cellule (o') provenant du dédoublement radial de la région centrale du grand secteur droit.

Fig. 55. — *Equisetum ramosissimum*. Troisième type. — I, cloison séparant l'écorce et la stèle; 1, première cloison tangentielle corticale externe; 2, seconde cloison tangentielle corticale interne; a, première cloison radiale corticale; b, seconde cloison radiale corticale; F, cloison oblique partageant chacun des trois segments stéliques en deux secteurs inégaux (s, S); G, cloison séparant deux segments stéliques.

Fig. 56. — État un peu plus avancé. — III, cloison tangentielle divisant chaque grand secteur en région centrale (o) et région externe qui se divise à son tour par une cloison radiale (f) en deux cellules externes; f', cloison radiale divisant chaque petit secteur en deux cellules externes.

Fig. 57. — État plus avancé. — h, cloison tangentielle dédoublant chacune des deux cellules externes des petits secteurs latéraux en une cellule externe et une cellule interne D; l, cloison tangentielle dédoublant une cellule externe de chaque grand secteur en une cellule interne D et une cellule mère de tube criblé; o', o', o', o', cellules centrales provenant du dédoublement radial de chaque région centrale (o) des deux grands secteurs latéraux.

Fig. 58. — État plus avancé que le précédent. — V, grand vaisseau provenant de la région centrale du grand secteur inférieur; D, D, D, D, cellules internes; o', o', o', o', cellules centrales; 4, cloison tangentielle dédoublant la région endodermique en endoderme et assise sus-endodermique; i, cloison oblique divisant chaque cellule mère; k, cloison très oblique séparant le tube criblé et sa cellule annexe.

PLANCHE VIII

Fig. 59. — *Equisetum ramosissimum*. État plus avancé que celui représenté (fig. 58, Pl. VII). — *t*, tube criblé lors de son maximum de différenciation ; V, vaisseau central ; *v*, *v*, *v*, vaisseaux externes ou premiers vaisseaux ; *n*, *n*, cellules annexes ; D′, cellule de conjonctif née du dédoublement radial d'une cellule interne (D) ; E′, assise sus-endodermique plissée.

Fig. 60. — État plus avancé que les précédents. Montrant la différenciation des vaisseaux ; *p*, méat de l'assise endodermique ; *p′*, méat de l'assise interne de l'écorce moyenne ; *p″*, méat extérieur aux précédents ; P, épaississements intercellulaires de la paroi ; *o″*, cellule de conjonctif provenant du dédoublement d'une cellule centrale (*o′*).

Fig. 61. — *Cycas circinalis*. État peu avancé. — E, endoderme ; *t*, premiers tubes criblés ; L, faisceau ligneux.

Fig. 62. — *Thuia orientalis*. État jeune. — *a*, tubes précurseurs, formant ensemble deux plages opposées correspondant au dos des deux faisceaux libériens ; P, péricycle ; *s*, cellule sécrétrice ; *t*, premiers tubes criblés.

Fig. 63. — Coupe d'une autre racine de la même espèce, possédant trois faisceaux libériens au lieu de deux. — *a*, tubes précurseurs disposés suivant trois plages peu étalées tangentiellement, correspondant au dos des trois faisceaux libériens ; *t*, tubes criblés.

Fig. 64. — *Cedrus argentea*. État jeune. — *a*, éléments précurseurs formant ensemble trois plages presque arrondies ; *t*, premiers tubes criblés qui commencent à se différencier.

Fig. 65. — *Pinus Laricio*. État jeune. — *a*, éléments précurseurs groupés en quatre plages correspondant aux quatre faisceaux libériens ; *c*, canal sécréteur supra-ligneux.

Fig. 66. — État plus avancé que le précédent. — *a*, tubes précurseurs ; *t*, premiers tubes criblés présentant leur maximum de différenciation ; P, péricycle.

Fig. 67. — *Larix europæa*. État jeune. — *a*, tubes précurseurs groupés en deux plages correspondant au dos des deux faisceaux libériens.

Fig. 68. — État plus avancé que le précédent, pris dans une autre racine de la même espèce, possédant trois faisceaux libériens. — *a*, tubes précurseurs groupés en trois plages correspondant au dos des trois faisceaux libériens ; *t*, premiers tubes criblés présentant leur maximum de différenciation.

PLANCHE IX

Fig. 69. — *Ginkgo biloba*. État jeune. — *s*, cellule sécrétrice ; *a*, tubes précurseurs.

Fig. 70. — État plus avancé que le précédent. — *s*, cellule sécrétrice ; *a*, tubes précurseurs ; *t*, premiers tubes criblés ; *p*, cellule du péricycle fonctionnant comme cellule génératrice.

Fig. 71. — *Cupressus horizontalis*. État jeune. — *s*, cellule sécrétrice.

Fig. 72. — État plus avancé que le précédent. — *a*, tubes précurseurs groupés ensemble, en deux plages correspondant au dos des deux faisceaux libériens ; *t*, premiers tubes criblés présentant leur maximum de différenciation.

Fig. 73. — *Taxus baccata*. État jeune. — *s*, cellule sécrétrice.

Fig. 74. — État plus avancé que le précédent. — *a*, tubes précurseurs

groupés en deux plages correspondant au dos des deux faisceaux libériens ; *t*, premiers tubes criblés présentant leur maximum de différenciation.

Fig. 75. — *Gnetum Gnemon*. État assez avancé. — *f*, fibres péricycliques supra-libériennes ; *a*, cellules de conjonctif supra-libérien présentant des caractères peu différents des caractères offerts par les cellules du péricycle, situées entre l'arc fibreux (*f*) et l'endoderme ; L, faisceau ligneux ; *t*, premiers tubes criblés.

ESSAIS

SUR LA

RÉGÉNÉRATION EXPÉRIMENTALE DES FEUILLES

CHEZ LES LÉGUMINEUSES

Par P. LEDOUX.

CHAPITRE PREMIER

INTRODUCTION

Chez un grand nombre de plantes, la première ou les premières feuilles succédant aux cotylédons ont une forme généralement différente de celles qui naissent à un niveau plus élevé sur l'appareil végétatif. Ce phénomène est, en particulier, très accentué dans la famille des Légumineuses.

Dans la tribu des Phaséolées, les deux premières feuilles sont opposées et unifolioliées (*Phaseolus, Dolichos*). Toutes les autres sont alternes et trifoliolées.

Les plantes de la tribu des Viciées ont leurs cotylédons hypogés. Leurs premières feuilles, préformées dans l'embryon, sont d'aspect écailleux. Faiblement assimilatrices, elles sont d'un vert clair dans le jeune âge, puis d'un brun plus ou moins foncé à un âge plus avancé. Chacune de ces feuilles est sessile. Largement insérée sur la tige, n'ayant que quelques millimètres de longueur, elle est constituée par

une partie aplatie terminée à son extrémité proximale par trois petites dents. La dent médiane, plus développée que les autres, n'est qu'un limbe avorté et les deux dents latérales représentent les stipules. Ces feuilles séminales, assez fugaces, sont au nombre de deux à quatre suivant les genres. Toutes celles qui suivent sur la tige sont pétiolées. Elles sont pourvues de deux ou quatre folioles normales et portent à la base du pétiole une paire de stipules plus ou moins grandes, mais bien individualisées. L'extrémité du pétiole est terminée par une vrille, mais celle-ci est toujours trop courte pour se fixer. Enfin, à l'aisselle des feuilles séminales et quelquefois des premières feuilles pétiolées, se développent des rameaux latéraux, pourvus de folioles imparipennées.

Généralement, la forme du limbe des folioles nées sur les rameaux axillaires est différente de celle du limbe des folioles nées sur la tige. Alors que les limbes des feuilles des rameaux axillaires sont minces, élargis et pourvus à leur extrémité terminale d'une échancrure dans laquelle se trouve un léger apicule, les feuilles nées sur la tige, au contraire, ont leurs limbes épais, raides, étroits et très aigus au sommet (*Vicia sativa*, *V. monanthos*, *V. peregrina*). De plus, à mesure qu'on se rapproche du sommet, les feuilles des rameaux axillaires ont un limbe de plus en plus étroit quoiqu'échancré au sommet. Le nombre des folioles de chaque feuille des rameaux axillaires est d'autant plus grand qu'on se rapproche du sommet, mais il dépasse rarement quinze ou dix-sept. Celles de la tige, au contraire, n'ont jamais plus de quatre folioles. De plus, la vrille qui se trouve à l'extrémité du pétiole des feuilles des rameaux axillaires est toujours fixatrice. D'abord simple chez les feuilles de base, elle est, plus haut, bi- ou trifurquée.

Chez un grand nombre de Viciées, on ne distingue donc pas moins de trois formes de feuilles coexistant sur un même pied.

Chez les Hédysarées et chez les Galégées, les cotylédons sont épigés. La première feuille est toujours formée d'une seule foliole en spatule, stipulée et longuement pétiolée. La deuxième feuille a souvent deux folioles (*Galega*), parfois trois (*Onobrychis*). Le nombre des folioles des feuilles suivantes s'accroît progressivement jusqu'à dix-sept ou dix-neuf.

Chez les Coronilles, la première feuille est parfois trifoliolée (*C. varia*), parfois unifoliolée (*C. scorpioides*). Dans cette dernière espèce, ce n'est qu'au troisième ou quatrième nœud que la foliole médiane très développée porte, un peu au-dessus de la base du pétiole, deux petites folioles latérales de taille assez réduite.

Dans le groupe des Lotées, les premières feuilles sont trifoliolées, mais les stipules apparaissent au quatrième nœud seulement chez le *Lotus corniculatus*. La première feuille de l'*Anthyllis Vulneraria* est unifoliolée et spatulée. Ce n'est qu'aux nœuds suivants qu'il apparaît sur le pétiole de petites folioles infiniment plus petites que la foliole médiane. La disposition et la taille de celles-ci est tout à fait irrégulière (*A. Vulneraria*, *A. tetraphylla*).

Enfin, dans la tribu des Trifoliées, la première feuille est unifoliolée et les autres ont trois folioles (*Trifolium*, *Medicago*, *Melilotus*). Chez le *T. repens*, par exemple, la première feuille unifoliolée est pubescente. Le limbe sensiblement réniforme est plus large que long. Sa nervation est franchement palmée et le pétiole est très allongé. Les feuilles suivantes ont le plus souvent trois folioles. Leurs limbes à nervation pennée sont peu échancrés au sommet et ils sont non plus réniformes mais orbiculaires. De plus, le pétiole est toujours plus court que celui de la première feuille.

Ainsi, dans la grande majorité des Légumineuses, la première ou les premières feuilles situées au-dessus des cotylédons à partir de la base, ont une forme plus simple que celles qui sont situées à d'autres niveaux de l'appareil végétatif.

Pourtant, chez certaines Génistées et quelques Mimosées, c'est l'inverse qui existe. Chez l'*Ulex europæus*, les premières feuilles sont trifoliolées. Les feuilles suivantes n'ont d'abord que deux folioles seulement. Un peu plus haut, il n'existe qu'une seule foliole à chaque feuille. Cette disparition graduelle du nombre des folioles est due à l'action du milieu ambiant. Cette plante normalement vit surtout dans un climat sec, et, ainsi que l'ont prouvé les expériences de M. Lothelier [27], la sécheresse favorise la transformation des rameaux en épines et la diminution du nombre des folioles.

Chez le *Sarothamnus scoparius*, on constate de même une diminution progressive du nombre des folioles. Les premières feuilles sont également trifoliolées, mais les suivantes ont d'abord deux folioles seulement. Au voisinage des extrémités, les feuilles sont rares et toutes unifoliolées.

Enfin, dans le groupe important des Acacias à phyllodes, le phénomène de réduction du nombre des folioles n'est pas moins intéressant. Les premières feuilles, après les cotylédons, ont des pétioles normaux creusés en gouttière, portant un petit nombre de paires de folioles d'un vert clair qui tombent de bonne heure.

A mesure que l'on considère des feuilles de plus en plus élevées, on constate que le pétiole s'aplatit progressivement, et que la région aplatie est de plus en plus étendue pour les feuilles de plus en plus élevées. Un second fait, corrélatif du premier, est la disparition progressive des folioles. Des pétioles déjà en partie aplatis en portent encore; ceux qui naissent, soit sur les ramifications de la tige, soit au voisinage des extrémités florales en sont totalement dépourvus.

Le plan de ce pétiole aplati est toujours perpendiculaire au plan normal d'un limbe ordinaire, c'est-à-dire passe par la tige. J'ai déjà étudié ce phénomène [21] et je me propose d'y revenir plus longuement en décrivant les expériences que j'ai faites à ce sujet (*Acacia salicina*, *A. cul-*

triformis, *A. stenophylla*, *A. Melanoxylon*, *A. heterophylla*, etc.).

Ainsi, dans les exemples que je viens de citer précédemment (Génistées, Mimosées), les premières feuilles sont toujours plus compliquées que les suivantes, et de plus la disparition des folioles est progressive de la base au sommet. Il est intéressant de remarquer que ces deux phénomènes sont précisément corrélatifs du remplacement des feuilles, soit par les tiges ou les rameaux (Génistées), soit par les pétioles aplatis (Mimosées) qui tous sont alors abondamment pourvus de tissu assimilateur.

En résumé, chez un grand nombre de Légumineuses, les premières feuilles diffèrent généralement des suivantes, le plus souvent par une simplicité plus grande, mais parfois aussi par une complication plus accentuée.

CHAPITRE II

HISTORIQUE

Les différences dans la forme et la disposition des feuilles portées par un même végétal ont déjà fait l'objet de quelques mentions éparses dans divers travaux. M. de Morière [31] a montré que dans la variété *unifoliatus* du *L. Aphaca*, variété extrêmement rare, les feuilles ne sont pas transformées en vrilles. Elles sont représentées par un petit limbe lancéolé.

Moquin-Tandon a étudié en 1841 une Fève dans laquelle toutes les folioles étaient avortées et avaient été remplacées par les stipules, qui avaient pris un développement beaucoup plus grand que chez les types normaux [30].

Suivant M. Penzig [33], il existe parfois des formes de passage entre la première feuille unifoliolée des Légumineuses et les feuilles suivantes trifoliolées. Ces formes intermédiaires seraient dues à une division du limbe unique de la première feuille.

Le même auteur ajoute que, si le développement des limbes foliaires est entravé par une influence quelconque, *même artificielle*, les stipules peuvent prendre un développement très inusité et *acquérir la forme de feuilles végétatives* : « Wird durch irgendwelchen Einfluss (auch künstlich) die Entwickelung der Blattspreiten verhindert, so können die Stipulae ungewöhnlich starke Entwickelung zeigen und laubblättartig werden (*Pisum*, *Faba*.), wie das normal bei *Lathyrus aphaca* der Fall ist. »

Germain de Saint-Pierre a de même décrit un grand nombre de cas tératologiques [34] dans lesquels la division du limbe ou la soudure naturelle de plusieurs limbes voisins modifiaient considérablement l'aspect du végétal examiné (*Phaseolus vulgaris*).

D'ailleurs, comme l'a remarqué M. P. Vuillemin [39], « c'est un fait remarquable que, chez les Viciées, la suppression complète de la différenciation assimilatrice des feuilles primordiales ne les rapproche en rien de la structure cotylaire à l'inverse de ce qui se passe chez les *Scorpiurus* et les *Anthyllis*. L'individualisation des feuilles primordiales des Trifoliées, des Galégées provient d'une accélération dans l'exercice de la nutrition aérienne, qui se manifeste déjà à une période où la plantule n'est pas en état de former des feuilles compliquées. »

Nous verrons plus loin dans quelle mesure les expériences que j'ai effectuées ont ramené précisément les premières feuilles (*Lathyrus Cicera*) ou même l'appareil végétatif tout entier (*Pisum sativum*) à une forme qui, au point de vue anatomique, se rapproche de la forme cotylaire.

C'est avec raison d'ailleurs que cet auteur attribue à l'influence de la vie souterraine l'avortement des feuilles des Viciées, et il ajoute : « Les modifications du milieu trophique interne ou externe provoquent dans le nombre des folioles d'une feuille des variations susceptibles de se fixer, à travers toute la série des phyllums étendus, dans un stade ontogénique déterminé. »

Après avoir cité l'exemple d'un *Trifolium pratense* qui, ayant poussé dans un milieu très nutritif, avait presque toutes ses feuilles à quatre ou cinq folioles, il conclut comme il suit : « Il n'est donc pas invraisemblable qu'on ramène un jour à des actions de milieu, l'origine des différences spécifiques dans le nombre des folioles d'une feuille ou dans le nombre des feuilles d'un verticille. »

La structure anatomique des végétaux est elle-même variable suivant les milieux dans lesquels ils se développent.

Les expériences remarquables de M. Gaston Bonnier sont à cet égard très instructives [6-7]. M. Gaston Bonnier a partagé en deux lots les graines issues d'un même pied et a semé les unes, soit dans les Alpes, à l'Aiguille de la Tour, à une altitude de 2 300 mètres, soit dans les Pyrénées, au col de la Paloume, à 2 400 mètres d'altitude, les autres dans la plaine ou à de faibles altitudes.

Il a constaté que les plantes cultivées à de hautes altitudes diffèrent des plantes cultivées en plaine :

1° Par des tiges aériennes étalées, plus courtes et plus rapprochées du sol;

2° Par des tissus protecteurs des tiges plus développés (écorce, liège, épiderme, hypoderme);

3° Par une épaisseur plus grande des feuilles;

4° Par un développement plus accentué du tissu palissadique et par une assimilation chlorophyllienne des feuilles beaucoup plus considérable (à égalité de surface).

De tout ce qui précède, il résulte qu'il ne semble pas *a priori* impossible de modifier, par des expériences appropriées, *la forme*, *la disposition ou la structure des feuilles*.

C'est pourquoi j'ai cherché le moyen d'obtenir de telles modifications en sectionnant la plante à divers niveaux. Le sectionnement d'un organe a en effet pour résultat de modifier le mode de nutrition de l'appareil végétatif *immédiatement* et d'une façon beaucoup plus accentuée que l'action du milieu ambiant toujours plus ou moins longue à se manifester. Et pour justifier le choix que j'ai fait de la famille des

Légumineuses, il suffit de considérer, comme l'a fait observer M. Guignard [16], que ce groupe si vaste peut fournir à lui seul des exemples de toutes les lois de la taxinomie botanique.

Depuis quelque temps, les botanistes ont tenté des expériences de régénération par la méthode des sectionnements, D'autres ont recueilli d'intéressantes observations.

Presque tous ont eu recours à des plantes n'appartenant pas à la famille des Légumineuses. C'est généralement la tige ou la racine qui a été l'objet de leurs investigations et aucun auteur n'a publié les résultats d'expériences analogues à celles que je me suis proposées. Néanmoins, comme les résultats qu'ils ont obtenus peuvent, au point de vue de la morphologie externe ou interne, présenter certains caractères de dissemblance ou d'analogie, je crois devoir les analyser.

En 1886, M. Beijerinck [3] a étudié en particulier les phénomènes de régénération chez les Mousses. Il cite également un cas de régénération des feuilles de *Brassica oleracea*.

Presque en même temps, M. Wöchting [42] a traité de la régénération chez les Marchantiées, et M. De Wildeman, chez les Algues [40]. MM. Winkler [41] et Pischinger [35] ont étudié la régénération du *Streptocarpus Wendlandi*, une Gesnériacée remarquable par ce fait qu'elle ne développe habituellement qu'une seule feuille dans le cours de son existence.

En 1875, M. Van Tieghem [37] a recherché expérimentalement le degré de solidarité des divers organes de l'embryon. Ses expériences très ingénieuses ont porté sur le Grand-Soleil et la Belle-de-nuit. Il a montré que « tel fragment qu'on voudra de l'un quelconque des organes de l'embryon germe indépendamment des autres ». Toutes ses expériences ont été effectuées dans le laboratoire sur de l'ouate humide maintenue à une température de 22° à 25°. D'ailleurs, la durée des plantes obtenues ainsi après des mutilations de l'embryon a été courte et l'auteur ne fait pas allusion aux feuilles.

En 1877, M. Kny [19], en fendant longitudinalement au-

dessous du sommet la tige de diverses plantes des genres (*Salix*, *Aristolochia*, *Lonicera*, *Prunus*, etc.), tout en respectant le point végétatif, a obtenu la régénération des parties lésées et a réussi ainsi à doubler le cylindre central. Il ne s'est pas occupé des feuilles nées après la section.

En 1886, M. Giard [10] publiait une intéressante communication. Un magnifique *Biota orientalis*, âgé de vingt ans, fut attaqué en 1877 par une ponte d'insectes (*Ocneria dispar*), si bien qu'en 1878 les chenilles avaient dévoré toutes les feuilles, et, à l'automne, l'arbre ne présentait plus de parties vertes. On prit tardivement le parti d'exterminer les *Ocneria dispar*. L'arbre se couvrit alors de nouvelles pousses, mais au lieu de ramilles aplaties couvertes de feuilles squamiformes imbriquées, l'arbuste présentait des rameaux cylindriques, garnis de feuilles en aiguilles rappelant le facies du Genévrier. En un mot, le *Biota* était devenu un *Retinospora*, ancêtre non fascié des Thuyas. Malheureusement, il fut impossible de savoir si la transformation était persistante, car l'arbre périt pendant l'hiver si rigoureux de 1879-1880.

En 1887, M. Kronfeld [20] a pu artificiellement obtenir par la section des jeunes pétioles de *Pisum sativum* un accroissement notable des stipules qui remplaçaient aussi partiellement les limbes enlevés.

Des résultats également intéressants ont été constatés par M. Griffon [15] en 1898. Il a montré que les gelées printanières ont pour conséquence « de faire naître des rameaux de remplacement qui paraissaient ne remplacer que très imparfaitement les pousses normales et qui étaient caractérisées par un plus faible développement et une différenciation moins grande des tissus ».

En 1892, M. Schilbersky [36] a enlevé, sur une certaine longueur, une moitié longitudinale de l'axe hypocotylé ou épicotylé de plusieurs *Phaseolus*. Il a ainsi provoqué la naissance d'une nouvelle assise génératrice qu'il a désignée sous le nom de faisceaux de remplacement extrafasciculaires.

M. Schilbersky ne fait, dans son mémoire, aucune mention des feuilles.

En 1897, M. E. Gain [9] a étudié le développement des graines de Légumineuses habitées par les bruches. Il s'est tout particulièrement attaché à l'influence que ces parasites peuvent exercer sur le pouvoir germinatif de ces graines, et la seule conclusion de cet auteur qui ait un certain rapport avec le sujet que je traite ici est la suivante : « Mutilations très considérables souvent non suivies de régénération des parties mutilées. »

L'année suivante, M. Boirivant [3] a exécuté de nombreux sectionnements sur la racine, les tiges ou les pétioles de diverses plantes. Il a étudié : 1° le remplacement d'un organe détruit par un organe analogue; 2° le remplacement *des feuilles par les tiges*. Dans ce dernier cas, il a montré que la suppression des feuilles ou du limbe a pour résultats de développer davantage sur la tige les appareils d'assimilation et de respiration et, d'une façon générale, de retarder le développement de la plante. Il n'a pas étudié le remplacement des feuilles par des feuilles.

La même année, M. Massart publiait son mémoire [29] sur la « Cicatrisation chez les végétaux », en se bornant à l'examen des Thallophytes.

En 1901, M. Abigail Camp Dimon [1] a effectué des sectionnements sur les cotylédons de *Pisum* et de *Nasturtium* avant le semis. Mais l'auteur ne précise pas le niveau auquel l'ablation d'une partie de cotylédon a été faite, et il ne tient pas compte de la forme ou de la disposition des feuilles nées sur les échantillons mutilés. Je ne rappellerai que les conclusions suivantes analogues aux miennes, au moins en partie :

1° Diminution de la taille de toutes les parties de la plante;

2° Réduction du nombre des feuilles;

3° Diminution de la taille et du nombre des éléments vasculaires.

Enfin, c'est en 1902 et 1903 que les travaux les plus intéressants concernant la régénération ont été publiés.

M. Lopriore [26] a observé des phénomènes de régénération particulièrement dans les genres *Helianthus*, *Acer* et *Vitis*. En fendant longitudinalement le sommet des tiges et en respectant les deux moitiés du bourgeon terminal, il a obtenu des bourgeons latéraux très abondants sur les côtés externes des moitiés fendues. Il n'était pas rare, dit-il, qu'un bourgeon latéral remplacât si complètement le bourgeon terminal qu'il présentait avec la partie restée de celui-ci un aspect tout à fait uniforme. Il ajoute : « On n'a pas observé jusqu'à présent de régénération complète des feuilles atteintes par la section. Les limbes et les pétioles avaient cependant la faculté de s'accroître en partie et malgré leur structure asymétrique présentaient une apparence presque normale. » (*Eine vollständige Regeneration der vom Schnitt getroffenen Blätter wurde bis jetzt nicht beobachtet, die Spreiten und die Blattstiele vermochten jedoch sich theilweise zu ergänzen und trotz ihrer unsymetrischen Bau ein fast normales Aussehen anzuscheinen*).

Ayant surtout en vue la régénération de la tige, il a néanmoins signalé chez les plantes mutilées (*Helianthus*) deux ordres de faits que je retiendrai seuls ici :

1° Inégalités de croissance des entre-nœuds généralement plus longs que chez les témoins ;

2° Irrégularités dans la divergence des feuilles nées sur les rameaux de remplacement.

Il constata des irrégularités analogues chez l'*Acer pseudo-platanus*.

Sur certaines pousses de remplacement, les feuilles basilaires, au lieu d'être opposées décussées comme chez les témoins, étaient d'abord alternes sur deux génératrices opposées de l'axe. Un peu plus haut, la disposition des feuilles était tout à fait normale et celles-ci étaient opposées décussées.

Là se bornent les observations de l'auteur sur la feuille.

La même année, M. Gœbel publiait un mémoire important [12-14] sur la régénération dans le règne végétal.

Laissant de côté les considérations théoriques si abondantes de ce travail, je ne retiendrai ici que les faits d'ordre expérimental ayant quelque analogie avec mes recherches personnelles.

Ainsi il a obtenu des bourgeons adventifs sur des feuilles de *Bryophyllum calycinum* restées adhérentes sur la tige en coupant transversalement les nervures médianes à la base du limbe ou même en sectionnant transversalement le pétiole d'une manière incomplète. Il a remarqué que les feuilles nées après la section naissent non plus dans les échancrures des limbes, mais à la base du pétiole (« *aber diese treten dann nicht in den Kerben des Blattrandes, sondern auf der Basis des Blattstieles auf* »).

D'autres expériences faites sur les plantules de *Cyclamen persicum* ont avec les miennes un rapport plus immédiat.

En coupant le limbe de la première feuille d'une plantule de *Cyclamen*, M. Gœbel a obtenu *une régénération du limbe foliaire*. Parfois, les feuilles nouvellement formées étaient franchement sessiles, parfois brièvement pétiolées. Dans certains cas, deux limbes voisins étaient longuement soudés entre eux; dans d'autres cas, au contraire, ils étaient nettement séparés. Les figures qui sont données montrent d'ailleurs que les limbes obtenus de dimensions et de formes variables étaient ou bien simples, ou bien légèrement dentelés. Ces deux résultats : irrégularités dans le mode d'insertion d'une part, et formes généralement plus simples que chez les témoins d'autre part, concordent avec ceux que j'ai obtenus moi-même chez les diverses espèces de Légumineuses.

Enfin, en janvier 1903, le même auteur a donné [14] le détail de nouvelles expériences faites par lui à Munich sur les genres *Bryophyllum* et *Begonia*.

Les sommets des tiges de plusieurs de ces plantes furent emplâtrés. Le retard du développement du point végétatif

de la tige était ainsi obtenu sans blessure ni lésion aucune. Or, au bout de quatre semaines, il se développait sur les feuilles inférieures des bourgeons feuillés qui d'ailleurs faisaient complètement défaut sur les témoins.

D'autre part, en coupant les nervures principales des feuilles minces de *Begonia rex*, il est parvenu à obtenir sur celles-ci, au voisinage de la jonction du pétiole et du limbe, des bourgeons adventifs analogues par leur disposition à ceux qui se développent *normalement* chez d'autres espèces de Bégonias comme *B. sinuata* par exemple, sur les feuilles non altérées. Enfin le développement de ces bourgeons était très irrégulier. Les uns étaient très développés au bout d'un mois, d'autres après trois mois seulement.

Ces mémoires très intéressants font une large part à la morphologie.

C'est également en 1902 que M. H. Winkler publiait son travail sur la régénération du limbe de plusieurs espèces de Cyclamen [41].

Enfin, l'ouvrage de M. Morgan [32] récemment paru donne l'analyse des expériences de certains des auteurs ci-dessus désignés.

Division du sujet.

L'historique de la question montre que l'hypothèse formulée par moi (p. 285) est très plausible.

Je me suis demandé, en particulier, s'il ne serait pas possible, par des sectionnements pratiqués en telle ou telle région de l'appareil végétatif — régions que je ferai connaître plus loin, — d'obtenir à volonté, en un endroit déterminé de la tige ou des rameaux, la naissance de l'une ou l'autre des différentes formes de feuilles particulières à chacune des espèces considérées. Par exemple, est-il possible d'obtenir le retard du stade trifoliolé chez les Trifoliées ou de provoquer la naissance sur la tige des Viciées des feuilles à limbe mince, cordiforme qui n'existent normale-

ment que sur les rameaux axillaires? Dans le même groupe, est-il possible d'augmenter ou de diminuer le nombre des feuilles écailleuses?

Dans tous les cas, les formes obtenues sur le végétal mutilé par la section seront-elles semblables à celles qui existent au même niveau ou à un niveau différent sur les témoins?

Seront-elles au contraire analogues à celles qui se développent normalement chez d'autres espèces? Aucune de ces questions n'a été traitée par les auteurs.

L'expérience seule pouvait donc lever tous les doutes. C'est dans cet esprit que j'ai dirigé mes recherches. Les questions que je viens ainsi de soulever — pour préciser la nature de mes travaux — recevront plus loin leur solution plus ou moins complète.

Mes premières expériences datent de 1901. Elles ont toutes été effectuées en pleine terre. J'ai ainsi tenté de laisser la plante se développer autant que possible dans les conditions normales.

J'ai déjà recherché si en sectionnant des jeunes plants d'Acacias phyllodiques, immédiatement au-dessus du nœud portant les premières feuilles phyllodinisées ou ayant subi un commencement de phyllodinisation, il serait possible de forcer la plante à porter à nouveau des feuilles analogues aux premières, c'est-à-dire des feuilles composées pennées à pétiole normal et par conséquent non phyllodinisées.

L'année suivante, j'ai sectionné la tige d'un grand nombre de Légumineuses indigènes au-dessus de la première ou des premières feuilles pour tenter d'obtenir en particulier le retard du stade trifoliolé. Dans les deux cas, les résultats ont été identiques, *et je n'ai jamais obtenu le retour des premières feuilles* à un niveau autre que celui où elles existent normalement.

J'ai été ainsi conduit à effectuer mes sectionnements, non plus sur des jeunes plantes, mais sur des embryons de graines

avant le semis. Les résultats ayant été différents des précédents, je diviserai donc mon sujet en deux parties :

1° Sectionnement des jeunes tiges au-dessus des premières feuilles ;

2° Sectionnement des embryons des graines avant le semis.

CHAPITRE III

SECTIONNEMENT DES JEUNES TIGES AU-DESSUS DES PREMIÈRES FEUILLES

§ 1. — Mimosées.

Rappelons d'abord que, en général, il y a lieu de distinguer chez les acacias phyllodiques, au-dessus des cotylédons, quatre types différents de feuilles, qui, au moins dans le jeune âge, coexistent sur un même végétal, savoir, à partir de la base :

1° Une première feuille une seule fois composée à pétiole normal creusé en gouttière ;

2° Un petit nombre de feuilles plusieurs fois composées également à pétiole normal ;

3° Des feuilles plusieurs fois composées chez lesquelles l'aplatissement du pétiole dans un plan vertical est progressif à partir de la base et également peu nombreuses ;

4° Des feuilles réduites à un pétiole très aplati, dépourvues complètement de folioles. Ces feuilles qui, généralement, existent seules, à l'âge adulte de la plante, sont donc le dernier terme de la transformation de la feuille en phyllode.

J'appelle feuille unipennée une feuille composée qui ne porte qu'une seule rangée de folioles de chaque côté ; les feuilles bi-, tri-, tétra-... polypennées sont celles qui portent de chaque côté du pétiole de premier ordre 2, 3, 4, n... pétioles foliolés.

Je décrirai successivement les expériences faites sur des types de l'année et celles faites sur des types de deux ans.

A. — Étude des exemplaires de l'année.

Les expériences furent effectuées en grand nombre sur diverses espèces d'Acacias semés en même temps dans la serre et cultivés en terre dans les mêmes conditions d'exposition de température et d'humidité (*Acacia cultriformis ; A. cyanophylla ; A. cyclopis ; A. longifolia ; A. salicina*, etc.). Je me bornerai à donner le détail des expériences effectuées sur un type caractéristique (*A. cultriformis*), en faisant remarquer que les résultats obtenus chez d'autres espèces (dont je donnerai uniquement quelques dessins) sont complètement identiques à ceux que j'ai obtenus sur *A. cultriformis*.

Acacia cultriformis (semis du 8 décembre 1900).

Examen des témoins. — Première observation (5 mai 1901). — A cette date, l'*A. cultriformis* (fig. 1) présentait l'aspect suivant. Les cotylédons étaient tombés. La première feuille unipennée, séparée des traces cotylédonaires par un court entre-nœud, avait déjà perdu une partie de sa vigueur. Elle portait trois petites paires de folioles ayant en moyenne 5 millimètres de long sur 3 de large. La 2e et la 3e feuilles bipennées étaient pourvues sur chaque pétiole de 2e ordre de 5 paires de folioles analogues. La 4e et la 5e feuille également bipennées portaient 7 paires de folioles à chaque pétiole de 2e ordre. Mais, tandis que le pétiole de 1er ordre de la 4e feuille était normal et creusé en gouttière, le pétiole de même ordre de la 5e feuille était déjà légèrement aplati dans un plan vertical. A partir de ce niveau, l'aplatissement des pétioles de 1er ordre s'accentuait progressivement en même temps

Fig. 1. — *Acacia cultriformis* (témoin, six mois après le semis). — *c*, *c'*, traces des cotylédons; *b.t*[a], bourgeon terminal (1/2 gr. nat.).

que le nombre des folioles diminuait de quelques unités. Enfin la feuille 6 étant bipennée, les feuilles 7 et 8 tétrapennées, la 9e était entièrement réduite à un pétiole très élargi affectant la forme en coutre caractéristique de cette espèce. Les dimensions de ces coutres étaient : 16 × 5 millimètres, c'est-à-dire notablement supérieures à celles d'une foliole.

Dans les conditions normales, c'est donc de la 6e à la 9e feuille que s'est effectué le phénomène d'aplatissement des pétioles et la disparition des folioles chez les témoins.

Sectionnement de la tige principale.

Ce même jour (5 mai 1901), je pratiquai une section complète de la tige principale au-dessus de la 4e feuille, c'est-à-dire à un niveau auquel les pétioles étaient encore normaux avec une gouttière ventrale.

Deuxième observation (26 mai 1901). — A cette date, la première feuille unipennée de la base de l'échantillon sectionné était en voie de disparition. Les feuilles 2, 3, 4 n'avaient pas changé d'aspect. Mais à l'aisselle de la 4e feuille, c'est-à-dire au nœud le plus voisin de la section, était né un vigoureux rameau de remplacement, dont le diamètre (8/10 de millimètre) était d'un tiers plus gros que la tige elle-même à ce niveau (5/10 de millimètre) (fig. 2).

Ce rameau axillaire portait à partir de sa base :

1° Une feuille bipennée que j'appellerai 5′ (pour la distinguer de la feuille 5 du témoin, née normalement sur la tige

Fig. 2. — *Acacia cultriformis*. — Plante de six mois sectionnée au-dessus de la quatrième feuille. Dessin exécuté six semaines après le sectionnement. — *c*, *c′*, traces des cotylédons ; *b.l*[al], bourgeon terminal ; MN, trace de la section. Les feuilles 4′, 5′, 6′, etc., sont phyllodinisées (1/2 gr. nat.).

principale, dont le pétiole de premier ordre aplati dans un plan vertical avait des dimensions relativement grandes (18 × 6 millimètres).

2° Au-dessus, une autre feuille bipennée (6′) moins développée, dont le pétiole de premier ordre, moins allongé, tendait davantage vers la forme en coutre.

3° Un pétiole élargi en coutre et non foliolé (7′).

On aurait pu croire que la première feuille de la base du

Fig. 3. — *Acacia cyclopis* (témoin de six mois). — *c'c'*, traces des cotylédons; *b.t*[a], bourgeon terminal (1/2 gr. nat.).

rameau de remplacement (5′) serait soit une feuille unipennée comme la première feuille du témoin, soit, tout au moins, une feuille bipennée à pétiole peu aplati comme la feuille 5 du témoin ou même une feuille tétrapennée. Il n'en est pas ainsi. La feuille 5′ est bipennée, mais son pétiole de premier ordre est à la fois très allongé et très élargi. L'organe auquel on pourrait tout au plus le comparer est le pétiole de la feuille 8 du témoin qui est beaucoup plus avancé dans

son évolution vers la forme en coutre que la feuille 5, ainsi que le montre la figure 2.

Or, il est important de noter que, le jour où la section a été faite, le 5 mai 1901, la feuille 8 était encore rudimentaire. Elle s'est développée en même temps que la première feuille de base du rameau de remplacement. Le développement de la feuille 5′ du type sectionné a donc été concomitant de celui de la feuille 8 du témoin. Le même jour (26 mai 1901), le témoin avait simplement accru les dimensions de ses dernières feuilles dont la 9e était sans folioles, c'est-à-dire réduite à un pétiole en forme de coutre.

Fig. 4. — *Acacia cyclopis.* — Plante de six mois sectionnée au-dessus de la troisième feuille. Dessin pris six semaines après le sectionnement. — *c*, *c*′, traces des cotylédons ; *b.l*^{al}, bourgeon terminal ; MN, trace de la section. Les feuilles 3′ et 4′ sont phyllodinisées (les chiffres 3′ et 4′ du dessin doivent être intervertis). (1/2 gr. nat.)

Troisième observation (16 juin 1901). — Chez les individus sectionnés, les quatre feuilles de la base au-dessous de la section étaient de moins en moins vigoureuses. Leur teinte verte s'atténuait de plus en plus. Le rameau axillaire de la 4e feuille, toujours très vigoureux, s'était accru au-dessus de la feuille 7′ de deux nouveaux pétioles aplatis en coutre et non foliolés. En même temps, les pétioles 5′, 6′, 7′ s'étaient considérablement élargis. A cette même date du 16 juin, je constatai chez le témoin la naissance au sommet de l'axe principal de deux nouvelles feuilles 10 et 11 réduites à un coutre très petit et non foliolé.

Quatrième observation (7 juillet 1901). — De nouveaux coutres non foliolés étaient en voie de développement aux extrémités terminales tant de l'échantillon sectionné que du témoin. Je considérai donc cette série d'expériences comme terminée.

Conclusions. — Le sectionnement de la tige sur les semis de l'année, au-dessus de la 4e feuille, a eu pour résultats :

1° De provoquer, dans la région la plus voisine de la section, la naissance d'un vigoureux rameau de remplacement de la tige.

2° Au voisinage de la section, de substituer à des feuilles

Fig. 5. — *Acacia longifolia*, sectionné au-dessus de la deuxième feuille (même légende que la figure 4).

normales bipennées des organes plus avancés dans leur évolution, analogues à ceux qui — *au même moment* — sont nés sur le végétal non sectionné à un niveau plus élevé.

Des résultats identiques furent obtenus sur de jeunes plants d'*Acacia salicina*, d'*Acacia cyclopis* (fig. 3 et 4) et d'*A. longifolia* (fig. 5).

B. — Étude des plantes de deux ans coupées sur la pousse de première année.

Les semis de diverses espèces d'Acacias avaient été faits le 15 décembre 1899. Pour simplifier, je décrirai simplement

ici les expériences relatives à l'un des types caractéristiques d'*Acacia salicina*. Dans cette espèce, la transformation en phyllodes d'une forme analogue à celle d'une feuille de saule s'effectue graduellement et par le même processus que chez *A. cultriformis*.

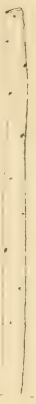


Fig. 6. — *Acacia salicina*, semé le 15 décembre 1899 ; sectionné le 10 avril 1901 au-dessus de la deuxième feuille : dessiné le 10 avril 1901 (1/2 gr. nat.).

Première observation. — Le 10 avril 1901, je sectionnai la tige à 10 centimètres au-dessus du sol. A ce niveau, toutes les feuilles étaient tombées. L'aspect du végétal ainsi mutilé (fig. 6) était celui d'une courte tige absolument nue, fichée dans le sol.

Deuxième observation. — Le 5 mai, je constatai, au-dessous de la section, la naissance d'une dizaine de bourgeons dont chacun était né sur une des traces des feuilles tombées. Mais la petitesse des bourgeons nouveau-nés était telle que je ne pus me prononcer encore sur leur nature. D'autre part, les témoins ne portaient toujours que des pétioles en forme de feuille de saule.

Troisième observation. — Le 26 du même mois, je constatai que sur la tige sectionnée (fig. 7) :

1° Les rameaux les plus vigoureux étaient situés immédiatement au-dessous de la section. Leur développement était d'autant plus faible qu'ils étaient plus rapprochés de la base.

2° Tous ces rameaux ne portaient que des pétioles élargis en forme de feuille de saule et non foliolés. Ces derniers

Fig. 7. — *Acacia salicina*. Exemplaire de la figure 6 dessiné six semaines après le sectionnement. Toutes les feuilles nées après le sectionnement sont phyllodinisées (1/2 gr. nat.).

étaient munis à leur extrémité terminale d'un petit bourrelet vert foncé représentant le rudiment des folioles non développées. En effet, chez quelques-uns, un dixième environ, épars çà et là sur les rameaux, sans ordre apparent, des folioles en petit nombre s'étaient développées faiblement aux extrémités des pétioles élargis en constituant ainsi une feuille bipennée. Mais, en tout cas, les feuilles nouvellement nées sur la plante de deux ans n'étaient semblables ni à la première feuille unipennée à pétiole en gouttière des témoins, ni même aux feuilles bipennées de la base à pétiole également normal. Les dimensions de leur pétiole aplati étaient même supérieures à celles des mêmes organes existant l'année précédente au même niveau sur la même forme de 1900.

On peut donc dire que ces *feuilles nouvellement nées étaient plus avancées dans leur évolution vers la forme en phyllode que celles qu'elles remplaçaient à ce niveau.*

Quatrième observation. — Le 16 juin suivant, trois des bourgeons nés à la base de la plante sectionnée étaient totalement flétris. Ceux du sommet s'étaient, au contraire, légèrement accrus.

Fig. 8. — *Acacia longifolia* (même légende que la figure 7).

Mais les rares folioles que certains pétioles isolés portaient au sommet étaient arrêtées dans leur développement.

Cinquième observation. — Le 7 juillet, la moitié environ des rares pétioles élargis portant de petites folioles les avaient tous perdues. J'en conclus qu'à ce moment de leur développement *dans le temps*, l'*A. salicina* ne peut plus, soit normalement, soit artificiellement donner naissance qu'à des feuilles phyllodinisées.

Des résultats analogues furent constatés sur l'*A. longifolia* (fig. 8).

C. — Étude des plants de deux ans coupés sur la pousse de deuxième année.

Le 14 mars 1901, je coupai transversalement la tige au voisinage du sommet sur la pousse de deuxième année.

Chez l'*A. cultriformis*, la section eut pour résultat de provoquer à l'extrémité des rameaux inférieurs de la tige une recrudescence de sève qui se traduisit par la naissance de nouveaux coutres très nombreux non foliolés et de tout point analogues aux coutres plus âgés. Le 7 juillet, je n'avais constaté aucune nouvelle modification.

Ces expériences m'autorisent à conclure comme il suit :

Conclusion générale concernant les sectionnements chez les Acacias a phyllodes.

Quand un acacia phyllodique porte des organes foliaires différents, qui, au moins dans le jeune âge, coexistent sur un même pied, les feuilles nées après des sectionnements de la tige principale sont toujours celles qui, dans la série des transformations, sont le plus avancées dans leur évolution vers la forme en phyllode.

Les premières formes de feuilles ne reviennent jamais après les sectionnements de la tige.

§ 2. — Papilionacées indigènes.

Des expériences identiques aux précédentes furent faites en pleine terre au printemps 1901 sur des Papilionacées indigènes. Je choisis, à cet effet, dans chaque genre important de cette famille, une ou plusieurs espèces dont je sectionnai la tige soit au-dessus de la 1re feuille, soit au-dessus d'une feuille plus élevée sur l'axe principal.

1° Genre *Trifolium*.

Les semis furent faits le 15 avril 1901.

Les espèces soumises aux expériences furent *T. incarnatum* et T. *pratense*. Chez ces trèfles, les cotylédons verdissent et s'accroissent peu. Ceux-ci sont dépourvus de stipules. Tout à fait lisses et glabres, ils ont un limbe épais à contour simple et leur épaisseur masque la présence des nervures.

La première feuille, presque glabre, est unifoliolée et stipulée. Son limbe à nervation pennée a une épaisseur intermédiaire entre celle des cotylédons et celle des limbes des feuilles situées plus haut. Celles-ci sont toutes trifoliolées et stipulées. Les folioles, à nervation pennée, ont un limbe non plus échancré comme la première, mais orbiculaire.

Le 4 mai 1901, c'est-à-dire trois semaines après le semis, les échantillons avaient en moyenne six feuilles au-dessus des cotylédons. J'effectuai alors les expériences suivantes en divisant les planches en trois lots :

Premier lot. — Témoins non sectionnés.

Deuxième lot. — Tiges sectionnées à peu de distance au-dessous des cotylédons.

Troisième lot. — Tiges sectionnées à peu de distance au-dessus de la première feuille unifoliolée.

Observations sur les plantes du deuxième lot ; section faite immédiatement au-dessous des cotylédons. — Après plusieurs observations successives, je constatai, le 30 juin, que tous les échantillons de ce deuxième lot avaient pris au niveau de la section une teinte brunâtre due à la formation de liège cicatriciel ; quelques-uns d'entre eux avaient légèrement accru le diamètre de leur tige, mais aucun d'eux ne portait ni feuilles ni bourgeons même rudimentaires. Ils dépérirent progressivement et, le 25 juillet, tous étaient morts.

Conclusion. — Il n'est donc né, chez les plantes du genre *Trifolium*, aucun rameau latéral sur l'axe hypocotylé.

Observations sur les plantes du troisième lot; section immédiatement au-dessus de la première feuille unifoliolée. — Le 27 mai 1901, il était né, sur toutes les plantes du troisième lot, à l'aisselle de la première feuille unifoliolée, un vigoureux rameau de remplacement, dirigé verticalement, et portant deux ou trois feuilles trifoliolées, stipulées à limbe pubescent. La forme et la taille des limbes étaient identiques à celles des feuilles nées en même temps à un niveau plus élevé de la tige des témoins. J'effectuai alors sur la moitié de ces plantes du troisième lot une nouvelle opération, en sectionnant à la base tous les rameaux axillaires ainsi nés. Le 30 juin 1901, les plantes du troisième lot qui avaient été sectionnées deux fois, portaient comme les autres de nouveaux rameaux de remplacement nés à l'aisselle de la première feuille unifoliolée.

Ces rameaux étaient exclusivement pourvus de feuilles unifoliolées stipulées et à limbe pubescent. Ces feuilles étaient, par leur taille, leur forme et la dimension des pétioles, identiques aux feuilles qui s'étaient développées en même temps sur la tige des témoins à un niveau plus élevé.

Conclusions. — Si l'on sectionne la tige d'un trèfle au-dessus de la première feuille unifoliolée, il naît à l'aisselle de celle-ci un rameau de remplacement portant des feuilles identiques à celles qui existent au même moment sur des témoins. *La première feuille unifoliolée, stipulée et glabre n'existe jamais en double sur un même pied.*

2° Genre *Medicago*.

J'ai effectué aux mêmes dates et dans les mêmes conditions des expériences identiques chez des plantes du genre *Medicago* (*Medicago sativa*, *M. Lupulina*).

Les résultats furent de tout point concordants avec ceux que j'ai obtenus dans le genre *Trifolium*.

3° Genre *Melilotus*.

Types étudiés ; *M. alba* ; *M. arvensis*. Mêmes expériences que dans les genres précédents.

Observations des témoins du premier lot. — Chez le *Melilotus alba*, par exemple, les cotylédons non stipulés, assez fugaces, verdissent et s'accroissent peu, leur limbe ovalaire, sans dentelures est d'un vert foncé.

La première feuille, assez longuement pétiolée est unifoliolée et stipulée. Son limbe simple, glabre, non denté et d'un vert luisant, est assez épais et à nervures peu saillantes. Cette première feuille rappelle ainsi par son aspect les feuilles cotylédonaires.

La seconde feuille est stipulée et trifoliolée. Le limbe des folioles glabre, simple et non denté est assez épais et d'un vert foncé, mais il est plus allongé que celui de la première feuille.

Les feuilles suivantes sont également stipulées et trifoliolées, mais la minceur du limbe foliaire et sa dentelure s'accentuent à mesure qu'on considère des éléments de plus en plus élevés sur la tige.

Or, généralement à l'aisselle de ces feuilles, — *à partir de la deuxième*, — il naît un rameau très vigoureux portant des feuilles différentes de celles que je viens de décrire. Ces feuilles stipulées sont assez longuement pétiolées, mais leur limbe velu, mince, d'un vert très clair est nettement dentelé.

Observation des plantes du deuxième lot, sectionnées transversalement immédiatement au-dessous des cotylédons. — Les résultats furent identiques à ceux que j'ai déjà notés chez les plantes des genres *Trifolium* et *Medicago*, c'est-à-dire qu'il ne s'est développé aucun rameau latéral sur l'axe hypocotylé.

Observation des plantes du troisième lot, sectionnées un peu au-dessus de la première feuille unifoliolée. — Le 4 mai 1901.

je coupai sur une partie des plantes de *M. alba* et *M. arvensis* toutes les tiges un peu au-dessus de la première feuille unifoliolée.

Le 9 juin suivant, tous les types coupés portaient à l'aisselle de la première feuille unifoliolée un fort rameau de remplacement dirigé verticalement. *Tous ces rameaux étaient, sans exception, pourvus de feuilles stipulées, trifoliolées, à limbe mince, denté et velu.*

Ces feuilles nées après la section — à un niveau qui en est habituellement dépourvu — étaient identiques tant aux feuilles supérieures de la tige principale qu'aux feuilles des rameaux axillaires.

Si l'on admet, ce qui me paraît plausible, que les feuilles trifoliolées, minces, dentées et velues sont plus avancées dans leur évolution que les premières feuilles unifoliolées épaisses et glabres, on pourra conclure que : Les feuilles qui réapparaissent après les sectionnements de la tige effectués au-dessus de la première feuille du *Melilotus alba* ou du *M. arvensis*, sont toujours plus différenciées que celles qu'on a supprimées au-dessus de ce niveau de la tige.

Conclusions concernant le genre Melitotus. — Si l'on sectionne la tige un peu au-dessus de la première feuille unifoliolée, il naît à l'aisselle de celle-ci un rameau de remplacement. Ce rameau porte des feuilles analogues, quant à la taille et à la disposition générale du limbe aux feuilles nées plus haut sur la tige des échantillons témoins, et différant par suite de la première feuille unifoliolée.

4° Genre *Lupinus*.

Exemple choisi : *Lupinus albus*.

Premier lot : Témoins. — La première feuille au-dessus des cotylédons a cinq folioles disposées en éventail. Les deux ou trois suivantes en ont également cinq. Celles qui sont situées plus haut en portent le plus souvent sept ou neuf.

Deuxième lot : Échantillons pourvus de leurs deux premières feuilles seulement et sectionnés au-dessous des cotylédons. — Quelques semaines après la section, je constatai simplement la présence au niveau de la section d'une teinte brunâtre due à l'existence du liège cicatriciel. Le diamètre de la tige s'était accru légèrement, mais celle-ci ne portait jamais de rameaux latéraux.

L'axe hypocotylé des jeunes plants de *L. albus* ne peut donc pas non plus produire de rameaux latéraux.

Troisième lot : Échantillons sectionnés au-dessus de la première feuille. — Les sections furent effectuées le 4 mai 1901. Le 9 juin suivant, il était né à l'aisselle de la première feuille de tous les échantillons sectionnés un rameau de remplacement, dont toutes les premières feuilles étaient pentafoliolées.

Les résultats furent identiques sur les exemplaires sectionnés au-dessus de la deuxième feuille. Il se développa à l'aisselle de cette dernière un rameau de remplacement portant uniquement à sa base des feuilles pentafoliolées.

Conclusions. — Ces expériences permettent de conclure que chez le *L. albus*, les feuilles portées par les rameaux axillaires nées après le sectionnement de la tige sont au moins aussi avancées dans leur évolution que la feuille axillante elle-même. *On ne constate jamais un retour à une forme plus simple.*

5° Genre *Galega* (*G. officinalis*).

Premier lot : Témoins. — La première feuille est toujours unifoliolée. La seconde a souvent deux mais parfois trois folioles. La troisième est trifoliolée ou bifoliolée. Enfin, la quatrième est tri- ou pentafoliolée. Les suivantes ont de sept à quinze ou dix-sept folioles.

Deuxième lot : Tige principale sectionnée immédiatement au-dessus de la première feuille unifoliolée. — Il naquit à l'aisselle de cette première feuille un rameau vertical de remplace-

ment de la tige. Ici encore le nombre des folioles des premières feuilles de ce rameau était variable. Cette première feuille était trifoliolée ou pentafoliolée. La seconde était toujours pentafoliolée. En tout cas, je n'ai jamais constaté sur ce rameau la présence de feuilles unifolioliées ou bifoliolées.

Conclusions. — Le sectionnement de la tige principale de *Galega officinalis*, un peu au-dessus de la première feuille, a eu pour résultats :

1° De provoquer la naissance d'un rameau vertical de remplacement ;

2° De déterminer sur celui-ci la naissance de feuilles toujours plus compliquées que celles qui suivent immédiatement la première feuille des témoins.

Remarque. — Deux exemplaires témoins étaient pourvus de rameaux cotylédonaires. Le premier avait un seul rameau cotylédonaire, le second en avait deux. La première feuille du rameau unique, très réduite, était unifoliolée. Chez tous, d'ailleurs, la seconde feuille était trifoliolée. Il semble donc que, comme dans le genre *Melilotus*, le nœud cotylédonaire ait, lui aussi, une tendance à produire des organes foliaires un peu moins différenciés que les nœuds situés à un niveau plus élevé sur la tige.

6° Genre *Onobrychis* (*O. sativa*).

Les résultats étant exactement les mêmes que chez les exemplaires précédents, je me bornerai à donner les conclusions.

La section pratiquée au-dessus de la première feuille unifoliolée a eu pour résultats :

1° De provoquer la naissance d'un rameau vertical de remplacement de la tige ;

2° Ce rameau de remplacement porte toujours des feuilles plus compliquées — quant au nombre des folioles — que la première feuille unifoliolée. *Celle-ci ne réapparaît jamais à un niveau supérieur.*

7° Genre *Vicia*.

Exemples choisis : *Vicia sativa*, *V. monanthos*, *V. villosa*, *V. peregrina*, *V. Cracca* (var. *multiflora*). Chez les Viciées des genres *Lathyrus* et *Pisum*, les organes foliaires sont difficilement comparables à ceux du genre *Vicia*, soit à cause de l'aplatissement plus ou moins net de la tige et des rameaux — aplatissement qui, en retardant l'évolution, imprime à toutes les feuilles un cachet uniforme [23] — (*Lathyrus Ochrus*, *L. Cicera*, *L. pratensis*, *L. latifolius*, etc.), soit à cause de la transformation rapide en vrilles (*Pisum sativum* et *P. arvense*).

Je me suis borné à l'étude du genre *Vicia*, et je ferai connaître seulement les résultats obtenus sur *V. sativa*.

Premier lot : Témoins. — J'ai déjà étudié (chapitre premier) le polymorphisme des feuilles dans le genre *Vicia*. Je rappellerai simplement qu'on trouve, chez le *Vicia sativa* adulte, quatre espèces de feuilles.

1° Les feuilles séminales sessiles et tridentées, situées immédiatement au-dessus des cotylédons.

2° Les feuilles caulinaires allongées, épaisses, raides et aiguës, situées sur la tige au-dessus des feuilles séminales et dont le nombre excède rarement six.

3° Les feuilles des rameaux axillaires des feuilles séminales, cordiformes et molles.

4° Les feuilles des extrémités supérieures de la tige et des rameaux, qui sont allongées, cuspidées et légèrement échancrées à leur extrémité terminale.

Deuxième lot. — Le 4 mai 1901, je sectionnai la tige immédiatement au-dessus de la première — et chez quelques-uns de la deuxième feuille séminale — et je laissai en place les rameaux déjà nés à l'aisselle des feuilles séminales.

Le 9 juin 1901, j'ai constaté que les sections ainsi opérées n'avaient eu d'autres résultats que d'accélérer la croissance des rameaux axillaires portant des folioles cordiformes. Les

feuilles nées ainsi après la section se rapprochaient précisément par leur forme de celles qui existaient déjà aux extrémités des rameaux des témoins (feuilles du quatrième type allongées et échancrées au sommet).

Troisième lot. — Je sectionnai, à la même date que précédemment, à la fois la tige au-dessus de la première feuille séminale, et, à leur base, les rameaux nés à l'aisselle des feuilles séminales.

Le 9 juin, il était né à l'aisselle des feuilles séminales de nouveaux rameaux extrêmement vigoureux et portant tous sans exception des feuilles à folioles cordiformes. Aucun de ces rameaux nouveau-nés ne portait ni des feuilles du deuxième type allongées et aiguës, ni des feuilles comparables aux feuilles séminales.

Conclusions. — Les opérations ci-dessus visées ont eu pour résultats :

1° De provoquer la naissance de rameaux de remplacement des organes supprimés ;

2° De déterminer la naissance de feuilles plus avancées dans leur évolution que celles qui existent immédiatement au-dessus de la première ou de la deuxième feuille séminale des témoins ;

3° *Les premières formes ne reviennent jamais.* L'apparition des formes à folioles allongées et cuspidées est même rendue plus précoce par suite de l'opération.

8° Genre *Phaseolus*.

(Semis du 28 juillet 1902.)

Exemple : *Phaseolus vulgaris.*

Premier lot : Témoins. — Je rappellerai d'abord (Voy. chapitre premier) que chez les Phaséolées la première paire de feuilles est formée de deux folioles opposées.

Les feuilles suivantes sont toutes trifoliées et alternes.

Le problème à résoudre était le suivant :

Peut-on, par des sectionnements appropriés de la tige, des

premières feuilles ou du bourgeon terminal, obtenir la naissance à des niveaux déterminés de l'une ou l'autre de ces différentes formes de feuilles.

A cet effet, j'ai effectué quatre séries d'expériences que j'étudierai successivement.

Deuxième lot : Sectionnement à la base du pétiole des deux premières feuilles opposées. — 1° Le 22 août, c'est-à-dire deux semaines après l'opération, la gemmule avait continué à se développer. On comptait alors au-dessus du premier nœud trois feuilles toutes trifoliolées, puis le bourgeon terminal. A cette même date, presque tous les témoins portaient uniquement deux feuilles trifoliolées au-dessus de la première paire de feuilles opposées.

De plus, la taille des feuilles trifoliolées nées sur l'axe principal après l'ablation des premières feuilles *était généralement plus grande que celles des organes correspondants des témoins.*

Par exemple, la première feuille trifoliolée des plantes mutilées avait les mêmes dimensions que la seconde des témoins. Or, chez les témoins, la taille des feuilles va en diminuant de la base au sommet.

2° Il était né *tant à l'aisselle des premières feuilles sectionnées qu'à l'aisselle des cotylédons* des rameaux peu développés (le plus long avait 32 millimètres de largeur). Ces rameaux ne portaient généralement qu'une petite feuille, mais celle-ci était *partout nettement trifoliolée*, et identique, quant à la forme du limbe, des stipules et des stipelles, aux feuilles trifoliolées de la tige principale.

3° Le diamètre de la tige principale était légèrement plus fort que celui des témoins placés à côté dans le même sol.

Si l'on remarque que le développement de ces rameaux axillaires est, chez les témoins, toujours extrêmement faible, le plus souvent nul, et que d'ailleurs, dans cette expérience, le bourgeon terminal n'a pas souffert, on pourra conclure que

l'ablation de la première paire de feuilles opposées a eu pour résultats :

1° De provoquer à l'aisselle des feuilles coupées et même des cotylédons la naissance de rameaux portant des feuilles non pas unifoliolées et opposées, mais trifoliolées et alternes;

2° De déterminer un accroissement de la tige principale;

3° D'accélérer, d'une façon générale, le développement des organes foliaires.

Les feuilles nées après le sectionnement des premières feuilles sont donc plus avancées dans leur évolution que celles qui, chez les témoins, existent immédiatement au-dessus des premières feuilles opposées.

Troisième lot : Sectionnement du bourgeon terminal à sa base, sans modifier les autres parties de la plante. — Peu de jours après la section, je constatais au niveau de la section la formation d'une couche de liège cicatriciel.

Le 22 août 1902, c'est-à-dire quinze jours après l'opération, l'axe principal avait, chez tous les échantillons sectionnés, acquis un diamètre notablement supérieur (d'un quart ou d'un cinquième) à celui de la tige des témoins au même niveau.

Le développement des deux premières feuilles opposées était sensiblement le même que chez les témoins. De plus, il était né des rameaux très grêles, soit à l'aisselle d'une des premières feuilles (jamais aux deux), soit à l'aisselle des cotylédons. Ces derniers rameaux étaient remarquables par leur faible développement. Leur taille à cette date ne dépassait pas 15 millimètres.

Chez quelques exemplaires à gemmule très courte, la section ayant été incomplète, il était né également un rameau au voisinage de la section.

Mais, dans tous les cas, les feuilles nées sur ces rameaux axillaires étaient trifoliolées; elles étaient pourvues de stipules et de stipelles bien nettes, et leur taille était toujours

très inférieure à celle des feuilles trifoliolées nées sur les témoins au deuxième ou au troisième nœud.

Conclusions. — Le sectionnement fait à la base du bourgeon terminal a eu pour résultats :

1° De *retarder le développement de l'appareil végétatif;*

2° De provoquer une *dilatation marquée de l'axe principal;*

3° De déterminer la naissance *de rameaux à l'aisselle des cotylédons ou des premières feuilles opposées* (ces rameaux extrêmement réduits n'ont dans aucun cas été assez vigoureux pour remplacer la tige);

4° De provoquer sur ces rameaux la naissance de feuilles toutes trifoliolées. La forme unifoliolée n'est jamais réapparue sur la tige au-dessus du premier nœud.

Quatrième lot : Sectionnement de la tige immédiatement au-dessous de la première paire de feuilles unifoliolées. — Quelques jours après la section, je constatai, au niveau de la section, la présence d'un liège cicatriciel.

Le 22 août, c'est-à-dire quinze jours après le sectionnement, il était né à l'aisselle d'un ou des deux cotylédons de chaque exemplaire mutilé un rameau très grêle qui se développa péniblement. Quinze jours après la section, il n'avait encore que 5 millimètres de longueur.

Ces rameaux si peu vigoureux portaient une ou rarement deux feuilles toutes trifoliolées et alternes. Les stipules de ces feuilles étaient plus développées que celles des premières feuilles trifoliolées des témoins. Les limbes foliaires, au contraire, étaient de taille beaucoup plus petite. Tandis que la longueur du limbe médian de la première feuille trifoliolée des témoins était de 80 à 85 millimètres, celle du limbe médian de la première feuille trifoliolée de ce rameau axillaire était en moyenne de 40 à 45 millimètres.

En tout cas, je ne constatai jamais la naissance de rameaux latéraux sur la partie de la tige située immédiatement au-dessus des cotylédons.

Enfin le diamètre de la tige sectionnée s'était accru de

telle sorte que le 22 août il était d'un quart plus grand que celui des témoins au même niveau.

Conclusions. — La section de la tige pratiquée au-dessous de la première paire de feuilles unifoliolée opposées a eu pour résultats :

1° De déterminer au niveau de la section la formation d'une couche de liège cicatriciel ;

2° De provoquer un *accroissement du diamètre de la tige* ;

3° De déterminer la naissance *de rameaux axillaires cotylédonaires* qui, nuls ou à peine visibles chez les témoins, étaient ici trop peu vigoureux pour remplacer la tige sectionnée ;

4° De provoquer la naissance sur ces rameaux axillaires cotylédonaires de feuilles trifoliolées, c'est-à-dire plus complexes que celles qui, chez les témoins, existent immédiatement au-dessus des cotylédons.

5° De retarder le développement du végétal.

Cinquième lot d'expériences : Sectionnement de la tige immédiatement au-dessous des cotylédons. — Les seuls résultats obtenus furent les suivants :

1° Formation de liège cicatriciel au niveau de la section ;

2° Accroissement notable du diamètre de l'axe hypocotylé.

Les plantes ainsi sectionnées furent très nombreuses.

Je répétai la même opération dans des sols différents et à des expositions très diverses. Dans aucun cas, je n'ai constaté la naissance de rameaux latéraux sur l'axe hypocotylé.

Conclusions générales concernant le genre Phaseolus. — 1° Dans une seule série d'expériences (ablation de la première paire de feuilles), les opérations ont accéléré le développement de l'appareil végétatif ;

2° Tous les autres sectionnements de la tige (3e, 4e, 5e lots) ont eu pour résultat d'accroître le diamètre de la tige et de retarder son développement en longueur ;

3° Il est né généralement dans toutes les opérations des troisième, quatrième et cinquième lots, à l'aisselle des deux

premières feuilles opposées ou des cotylédons des rameaux qui n'ont jamais été assez vigoureux pour remplacer la tige sectionnée;

4° Dans tous les cas, les feuilles nées après le sectionnement sont toujours des feuilles trifoliolées alternes, et jamais des feuilles opposées unifoliolées.

Donc, après les sectionnements, les premières feuilles opposées et unifoliolées ne réapparaissent jamais au-dessus du premier nœud.

Conclusions générales concernant les sectionnements des plantules de Légumineuses indigènes.

En résumé, *le sectionnement de la tige des jeunes plants de Légumineuses indigènes au-dessus de l'une des premières feuilles détermine la naissance de rameaux nés à l'aisselle des feuilles les plus rapprochées de la section. Ces rameaux portent toujours des feuilles plus compliquées que celles qui existent normalement au niveau correspondant chez les témoins et elles se rapprochent généralement plus de celles qui existent aux extrémités de la tige ou des rameaux que de celles de la base.*

Par suite des sectionnements, les feuilles d'aspect écailleux préformées dans l'embryon, que j'ai appelées feuilles séminales et qui suivent immédiatement les cotylédons, n'apparaissent jamais *ni sur la tige ni sur les rameaux de remplacement aux nœuds qui, normalement, doivent porter des feuilles pétiolées.*

J'ai été ainsi conduit à sectionner les premières feuilles non plus sur de jeunes plantules, mais dans l'embryon même avant le semis.

CHAPITRE IV

SECTIONNEMENT DES EMBRYONS

(Semis du 28 juillet 1902.)

Je divisai également en quatre lots les plantes étudiées :

Premier lot. — Échantillons témoins.

Deuxième lot. — Enlevé un cotylédon avant le semis ; gemmule intacte.

Troisième lot. — Enlevé un cotylédon avant le semis ; supprimé la gemmule au-dessus de l'insertion des cotylédons.

Quatrième lot. — Les deux cotylédons restant en place, gemmule supprimée au-dessus de l'insertion des cotylédons.

1° Lathyrus Cicera.

Premier lot : Échantillons témoins. — Les deux feuilles séminales sont écailleuses, sessiles et tridentées.

Les trois petites dents de chacune de ces feuilles sont soudées sur les deux tiers de leur longueur. L'examen morphologique et anatomique montre que la dent médiane a même valeur qu'une feuille non développée. Les deux dents latérales représentent les stipules (*f.s*, fig. 9).

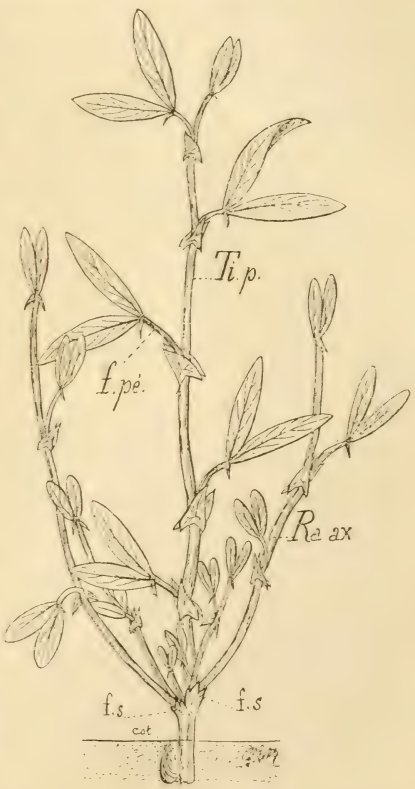


Fig. 9. — *Lathyrus Cicera* (témoin, quinze jours après le semis). — *cot*, cotylédons (un seul est figuré) ; *f.s*, feuille séminale ; *f.pé*, feuille pétiolée ; *Ti.p*, tige principale ; *Ra.ax*, rameau axillaire (gr. nat.).

Ces deux feuilles séminales portent à leur aisselle des rameaux latéraux plus ou moins développés dont le nombre n'excède pas quatre et est souvent de trois. C'est dans cette espèce seulement que j'ai, chez les Viciées, trouvé un aussi grand nombre de rameaux axillaires aux premières feuilles.

Toutes les feuilles suivantes sont bistipulées (*f.pe*, fig. 9). Elles portent à l'extrémité du pétiole deux folioles égales situées de chaque côté d'un organe impair légèrement aplati. Cet organe impair, très court, ne joue jamais le rôle de vrille, au moins à la base de la plante. Les folioles des rameaux axillaires sont généralement moins allongées que les folioles nées directement sur la tige et elles sont plus obtuses au sommet.

Deuxième lot : Un cotylédon enlevé avant le semis : gemmule intacte. — L'opération a eu pour résultats la disparition plus ou moins complète chez les échantillons mutilés des rameaux axillaires des feuilles séminales. Quelques exemplaires seuls portaient, *au deuxième nœud seulement*, un rameau toujours moins développé que l'organe correspondant des témoins. Tous les autres en étaient complètement dépourvus.

Les folioles des échantillons mutilés se distinguaient des folioles des témoins par leur taille plus réduite et par leur extrémité terminale moins aiguë. Les folioles nées sur les rameaux axillaires de la deuxième feuille séminale étaient toujours franchement arrondies au sommet. Elles différaient ainsi, par leur forme plus simple, des folioles de la tige ou des rameaux axillaires des témoins. Enfin, à tous les niveaux, les stipules, comparables par leur forme à celles des témoins, étaient constamment plus réduites.

D'autre part, l'examen anatomique m'a montré que les divers organes des échantillons sectionnés se distinguaient des organes homologues des témoins *par une réduction notable du système vasculaire* et de l'*appareil de soutien*.

Troisième lot : Un cotylédon enlevé avant le semis; gemmule supprimée au-dessus de l'insertion des cotylédons. —

1° *Morphologie externe.* — J'étudierai simplement l'un des exemplaires les plus caractéristiques de ces semis (fig. 10).

L'embryon de la petite graine étant très petit, je n'ai pu effectuer le sectionnement de la gemmule qu'au-dessus de la première feuille séminale. La portion de gemmule ainsi supprimée n'a pas été régénérée. Elle a été remplacée à la fois par deux rameaux d'inégale importance nés à l'aisselle de la feuille séminale restée et par un rameau cotylédonaire né à la base du cotylédon resté.

Après six semaines de végétation, l'échantillon sectionné n'avait que 50 millimètres de hauteur, tandis que les témoins mesuraient 120 millimètres environ.

La feuille séminale restée était constituée par un seul petit lobe très aigu. Son plus petit rameau axillaire R′ avait 2 millimètres de longueur et portait à son extrémité une petite foliole arrondie au sommet (R′, fig. 10).

L'autre rameau, que j'appelle rameau R, portait quatre feuilles. La première feuille de ce rameau à partir de la base, d'aspect écailleux, était sessile et formée d'un seul lobe aigu (1, fig. 10). Elle ressemblait aussi par sa forme à la feuille séminale restée. L'anatomie nous montrera plus loin comment elle en différait.

Fig. 10. — *Lathyrus Cicera* (quinze jours après le semis) (un cotylédon enlevé, gemmule sectionnée, 3e lot). — *co*, cotylédon resté ; *f.s*, feuille séminale restée après le sectionnement ; *ge*, portion de gemmule restée ; R′, petit rameau axillaire ; R, grand rameau axillaire ; *1*, *2*, *3*, *4*, feuilles successives du rameau R ; *r*, rameau cotylédonaire (gr. nat.).

La seconde feuille (2, fig. 10) était pétiolée et unistipulée. Son pétiole portait un peu au-dessus de son insertion sur le rameau un organe aplati très petit, assimilable à une stipule rudimentaire sortie tardivement et à son sommet deux folioles arrondies, dont l'une était située du même côté que l'organe aplati cité plus haut. La plus grande de ces deux folioles avait 8 millimètres de longueur

sur 3 de largeur, l'autre avait à peine un millimètre de longueur.

La troisième feuille (3, fig. 10) avait un court pétiole et une stipule unique. Le pétiole portait à son extrémité une foliole courte et arrondie et à côté une autre très petite ayant un demi-millimètre de longueur.

Enfin la quatrième feuille (4, fig. 10), également unistipulée, était munie à l'extrémité du pétiole de deux folioles arrondies très inégales. Au-dessus de cette feuille était situé un bourgeon terminal très grêle.

Ce rameau R et le rameau cotylédonaire avaient d'ailleurs un diamètre beaucoup plus petit que les rameaux des témoins.

La première feuille du rameau cotylédonaire (*r*, fig. 10), bistipulée, portait à son extrémité deux folioles très inégales. Les deux autres feuilles étaient de forme normale, mais de plus petite taille que celle des témoins.

En résumé, l'opération a eu pour résultats :

1° De provoquer la naissance d'un rameau cotylédonaire toujours absent chez les témoins ;

2° De déterminer une réduction considérable du nombre des rameaux axillaires ;

3° De provoquer dans tout l'appareil végétatif une diminution très nette de la taille des différentes parties et des modifications dans leur disposition relative.

En particulier, même sur le rameau né au-dessous de la section, toutes les feuilles montraient une tendance plus ou moins accentuée au retour à un stade unifoliolé.

2° *Morphologie interne*. — Pour nous rendre compte des modifications que les sectionnements ont pu apporter dans l'anatomie de la tige et des feuilles, il importe d'abord de faire connaître la structure des témoins.

Chez le *Lathyrus Cicera*, comme chez les Viciées en général, le cylindre central de la tige au niveau des feuilles séminales est constitué par six faisceaux libéro-ligneux à bois et liber continus et soudés en anneau plus ou moins net.

Vue en coupe transversale, la tige est sensiblement elliptique (fig. 11). On distingue dans l'écorce deux massifs scléreux (*m.sc*) qui persistent sur toute la longueur de la tige. C'est en face de ces massifs scléreux que les feuilles prennent alternativement naissance. Sur un diamètre perpendiculaire à celui qui passe par l'axe des massifs scléreux, mais légèrement inclinés sur celui-ci, existent toujours deux faisceaux libéro-ligneux (*f.ex*). Comme ces deux faisceaux sont à un niveau plus élevé logés dans la marge de chacune des ailes de la tige, on peut les appeler faisceaux marginaux externes.

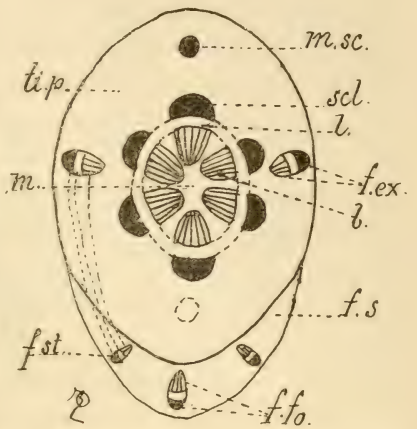


Fig. 11. — Coupe transversale schématisée de la tige d'un témoin du *Lathyrus Cicera* au-dessous d'une feuille séminale. — *scl*, sclérenchyme ; *l*, liber ; *b*, bois ; *m*, moelle ; *m.sc*, massif scléreux ; *ti.p*, tige principale ; *f.ex*, faisceau externe ; *f.s*, feuille séminale ; *f.st*, faisceau alimentant la stipule ; *f.fo*, faisceau foliaire. (Le second massif scléreux est désagrégé au moment de la sortie de la feuille. Il est figuré ici en pointillé.)

A chaque nœud d'une feuille séminale, un faisceau foliaire (*f.fo*) sort du cylindre central en face un des massifs scléreux pour alimenter la feuille. En même temps, chacun des deux faisceaux externes se dédouble. Une partie de ce faisceau se rend à la pointe stipulaire, l'autre reste dans l'écorce.

Au-dessus de la dernière feuille séminale (fig. 12, le cylindre central a encore six faisceaux, mais discontinus. La tige s'aplatit progressivement, forme deux ailes, et, à l'extrémité de chacune d'elles, un des faisceaux externes vient se placer de telle sorte que, dans les coupes transversales, son axe se confond avec le grand axe de l'aile. A chaque nœud d'une feuille pétiolée, un faisceau foliaire sort du cylindre central en face de l'un des massifs scléreux pour alimenter la feuille. En même temps, une autre dérivation, issue égale-

ment du cylindre central, mais beaucoup plus petite, vient, à chaque nœud, se loger entre le faisceau marginal externe et le cylindre central. J'appelle cette petite dérivation : *faisceau intermédiaire*. Chaque faisceau marginal se dédouble. Une partie seulement se rend dans la stipule voisine et

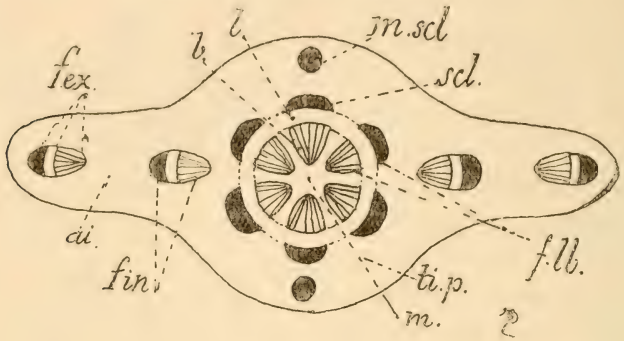


Fig. 12. — Coupe transversale schématisée de la tige d'un témoin du *Lathyrus Cicera* au-dessus d'une feuille pétiolée. — *f.in*, faisceau intermédiaire; *ti.p*, tige principale; *ai*, aile. (Les autres lettres comme à la figure 11.)

(*N. B.* — Par erreur, les faisceaux intermédiaires sont figurés trop gros.)

l'autre partie vient se souder avec le faisceau intermédiaire, sorti au nœud précédent, pour reformer dans l'entre-nœud suivant le faisceau marginal.

Dans les entre-nœuds des rameaux latéraux, le cylindre central est nettement discontinu et ne présente plus que quatre faisceaux au lieu de six. Ces rameaux latéraux sont également pourvus d'ailes. On constate toujours dans l'écorce la présence des deux massifs scléreux sur le petit axe des coupes transversales et des deux faisceaux marginaux sur le grand axe. Mais il n'existe jamais, dans les entre-nœuds, de faisceaux intermédiaires. Chaque faisceau marginal se rend *en entier* dans la stipule voisine et est immédiatement remplacé par une dérivation issue du cylindre central.

En résumé, au niveau des feuilles séminales, chaque faisceau marginal se dédouble. Une partie seulement se rend dans la stipule voisine et n'est jamais remplacée.

Chez les feuilles pétiolées de la tige, il n'entre encore dans la stipule qu'une partie du faisceau marginal, mais la partie restant dans l'écorce est renforcée par le faisceau intermédiaire sorti du cylindre central au nœud précédent.

Chez les rameaux latéraux, le faisceau marginal se rend en entier dans la stipule voisine et *est en même temps*, et non au nœud précédent, remplacé par une dérivation issue du cylindre central.

Par l'origine de leur système vasculaire, les stipules des feuilles des rameaux latéraux sont, en quelque sorte, intermédiaires entre les stipules des feuilles séminales et celles des feuilles pétiolées de la tige.

Cela posé, examinons quel a été, au point de vue de la morphologie interne, le résultat de la lésion de la gemmule. J'étudierai successivement la structure :

1° De la feuille séminale restée ;

2° De la portion de gemmule restée après le sectionnement, pour montrer ensuite dans quelles conditions elle a été remplacée par le rameau R. Je ferai connaître enfin quelle était à chaque nœud la structure de ce rameau de remplacement.

1° *Feuille séminale restée.* — L'examen des coupes en séries m'a montré que le sectionnement de la gemmule a été fait obliquement, de sorte que la première feuille séminale n'a été atteinte que latéralement par le scalpel. Or, la région atteinte par le scalpel *n'a pas été régénérée*. Il en est résulté que cette première feuille séminale s'est trouvée réduite après le sectionnement à un lobe unique fortement asymétrique, au lieu d'être pourvue des trois dents caractéristiques des

Fig. 13. — *Lathyrus Cicera* (3e lot : un cotylédon enlevé, gemmule sectionnée). — Coupe transversale schématisée de la feuille séminale restée. — *Rg.l*, région lésée ; *Rgn.l*, région non lésée ; *flb*, faisceau libéro-ligneux (gr. 50).

feuilles séminales (fig. 13). Les faisceaux latéraux de la région lésée n'ont été ni remplacés ni régénérés.

2° *Portion de gemmule restée.* — Au niveau de la lésion et par suite au voisinage immédiat de la feuille séminale unique, le cylindre central de la portion de gemmule restée s'est trouvé réduit exclusivement à la région située du côté de la feuille. Toute la région opposée s'est, du côté de la lésion, graduellement résorbée (fig. 14). Les moitiés des deux faisceaux externes, qui, ainsi que je l'ai montré plus haut, restent toujours dans l'écorce après la sortie d'une feuille séminale, étaient donc disparues par suite de la lésion. Il en était de même du massif scléreux qui, dans les coupes transversales d'une tige normale, se trouve toujours du côté opposé à la sortie d'une feuille.

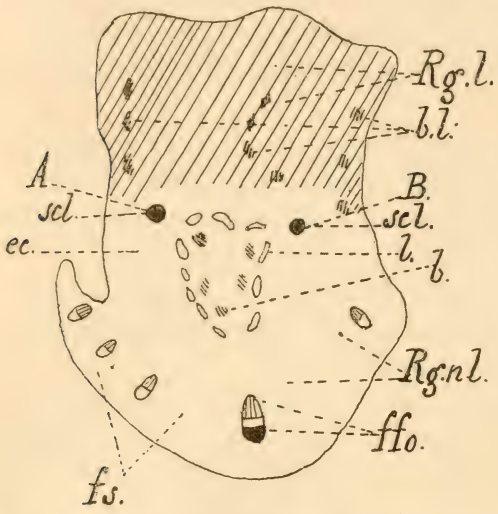


Fig. 14. — *Lathyrus Cicera* (3° lot) : un cotylédon enlevé, gemmule sectionnée). — Coupe transversale schématisée de la portion de gemmule restée après le sectionnement, au-dessous de la première feuille séminale. — *Rg.l*, région lésée en voie de résorption ; *Rg.nl*, région non lésée ; *éc*, écorce ; *b.l*, bois lésé ; *scl*, sclérenchyme ; *b*, bois ; *l*, liber ; *ffo*, faisceau foliaire ; *fs*, feuille séminale (gr. 50).

Il est intéressant de rechercher par quel processus la plante a tenté, en quelque sorte, de reprendre la structure normale, ou, si l'on veut, de reformer le massif scléreux et les deux faisceaux externes disparus.

A cet effet, la région faiblement vascularisée située du côté non lésé s'est divisé en quatre parties d'inégale importance. Chacune de ces parties correspondait à un rameau axillaire légèrement ébauché. Les deux plus faibles

(*1* et *2*, fig. 15) étaient situés immédiatement à l'aisselle de la feuille séminale ; l'un d'eux (*1*) était totalement dépourvu de vaisseaux, l'autre (*2*) ne possédait qu'un seul massif libéro-ligneux à peine différencié. Les deux plus forts étaient situés du côté de la lésion. L'un d'eux (*3*, fig. 15) était pourvu d'un cylindre central extrêmement faible avec deux faisceaux rudimentaires. C'est ce rameau que j'ai appelé R' dans l'étude morphologique externe (p. 317). Enfin le rameau le plus différencié (*4*, fig. 15), que j'ai appelé rameau R, avait dans sa région centrale un anneau libéro-ligneux constitué par deux faisceaux complets (bois, liber, assise génératrice), et par deux massifs libériens alternant avec les précédents. De plus, ce rameau R présentait à considérer dans l'écorce *un seul faisceau externe* (*fex*) et *un seul massif scléreux* (*scl*). Le massif scléreux s'était constitué par l'agglomération des fragments de sclérenchyme issus du péricycle du cylindre central au-dessous de la lésion. Il ne s'était donc pas reformé de sclérenchyme du côté des autres rameaux, c'est-à-dire du côté en voie d'évolution. Quant au faisceau externe, il s'était formé comme il suit.

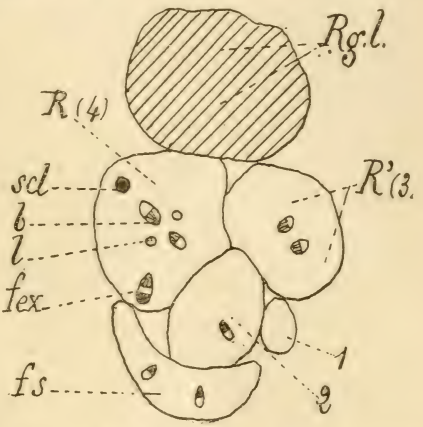


Fig. 15. — *Lathyrus Cicera* (3e lot : un cotylédon enlevé, gemmule sectionnée). — Schéma de la disposition des rameaux nés à l'aisselle de la première feuille séminale au niveau de la lésion. — *Rg.l.* région lésée en voie de résorption ; *1, 2, 3, 4*, rameaux axillaires ; *scl*, sclérenchyme ; *fex*, faisceau externe ; *fs*, feuille séminale restée ; *b*, bois ; *l*, liber.

Immédiatement au-dessous de la lésion, il est d'abord sorti du massif libéro-ligneux destiné à alimenter les rameaux axillaires deux dérivations en face des points A et B (fig. 14). Par leur mode de sortie, et par le lieu de leur formation, ces deux dérivations étaient comparables aux faisceaux dits

intermédiaires qui s'établissent au niveau de chaque feuille pétiolée. Attendu que ces faisceaux intermédiaires n'existent jamais au niveau des feuilles séminales et uniquement dans les entre-nœuds des feuilles pétiolées de la tige, on peut dire que ce phénomène correspond à une accélération de l'évolution de la plante. Mais cette accélération a été très restreinte, car une seule de ces deux dérivations a pu sortir complètement dans l'écorce pour constituer précisément le faisceau externe unique du rameau R. On s'explique ainsi pourquoi ce rameau R seul a été assez avancé dans son évolution, pour remplacer la tige. Aussi bien, n'étant pourvu que d'un *seul faisceau externe*, ce rameau ne portait que *des feuilles unistipulées*. Quant à l'autre rameau R', il n'a atteint que 2 millimètres de longueur à peine et ne portait à son sommet qu'une seule petite foliole sans stipules.

Il s'est donc produit ici un essai de régénération anatomique, ou plutôt de *remplacement anatomique*, puisque des deux faisceaux externes qui, normalement et d'une façon absolument constante, existent dans la tige ou les rameaux du *L. Cicera*, un seul a pu péniblement se reformer. Et encore n'a-t-il été reconstitué que par un massif libéro-ligneux homologue d'un faisceau intermédiaire. D'ailleurs la régénération a été si faible que la différenciation en éléments ligneux ou libériens a été très incomplète. En effet, le diamètre très petit des vaisseaux du bois était, à peu de chose près, comme chez les organes au début de leur évolution, le même que celui des vaisseaux libériens. Chez les témoins, au contraire, on sait que les vaisseaux du bois ont un diamètre généralement beaucoup plus grand que celui des vaisseaux libériens. De plus, toutes les cellules de ce rameau R étaient le siège d'une multiplication très active dans tous les sens et leurs noyaux étaient très volumineux.

En résumé, le rameau R différait à sa base de la tige ou des rameaux des témoins :

1° Par la réduction extrême de son système vasculaire et de son appareil de soutien ;

2° Par l'existence dans l'écorce d'un seul faisceau externe et d'un seul massif scléreux au lieu de deux. Il était donc franchement asymétrique. *Cette asymétrie a causé des troubles profonds dans la structure des feuilles et dans leur mode de raccord avec le rameau* R.

Première feuille du rameau R. — La première feuille de ce rameau constituée par un seul lobe aigu d'un millimètre de longueur à peine, analogue par sa forme à une feuille séminale très réduite, était, à sa base, alimentée par trois faisceaux libéro-ligneux, dont le médian était légèrement plus développé. Les deux faisceaux latéraux sont très rapidement disparus de sorte que, dans la partie moyenne de sa longueur, cette petite feuille ne renfermait plus que le seul faisceau médian. Elle était d'ailleurs constituée, entre les deux épidermes, par quatre assises de cellules irrégulières. Or, une feuille séminale des témoins est constituée, comme chez beaucoup de Viciées, par six assises de cellules situées entre les deux épidermes et elle est alimentée à sa base par sept ou parfois cinq faisceaux libéro-ligneux dont les trois médians sont plus importants que les autres.

Par sa forme et par sa constitution, cette première feuille du rameau R était donc non seulement beaucoup plus simple qu'une feuille pétiolée normale d'un rameau axillaire, à laquelle elle est morphologiquement comparable, mais plus simple aussi qu'une feuille séminale. Or, il n'existe *jamais* de feuilles séminales à la base d'aucun rameau axillaire.

Deuxième feuille du rameau R. — Rappelons d'abord que cette seconde feuille brièvement pétiolée était unistipulée. Elle portait deux folioles très inégales.

Au-dessous de cette seconde feuille, le cylindre central du rameau R, quoique légèrement plus développé et plus vascularisé qu'à la base, était encore beaucoup plus réduit que le cylindre central d'un rameau du témoin. Il ne renfer-

mait toujours dans l'écorce qu'un faisceau externe et un seul massif scléreux. La deuxième feuille a pris naissance en face le massif scléreux (*m.scl*, fig. 16), et l'unique faisceau externe a servi en entier à alimenter la stipule. En même temps que la feuille s'isolait, le rameau et son cylindre central s'aplatissaient de façon que leur grand axe devenait perpendiculaire au grand axe des coupes transversales de la feuille. Or, chez les témoins, quand la tige s'aplatit et se

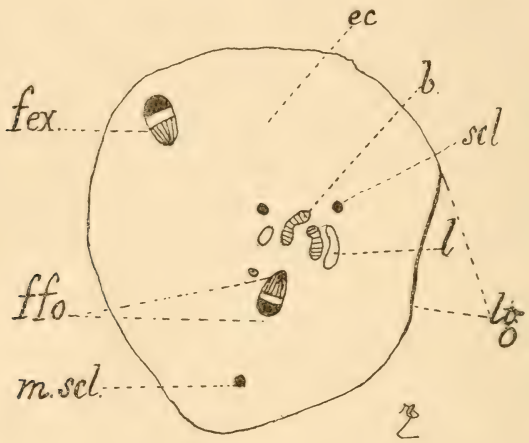


Fig. 16. — *Lathyrus Cicera* (3e lot : un cotylédon enlevé gemmule sectionnée). — Coupe transversale schématisée du rameau R au-dessous de la deuxième feuille. — *fex*, faisceau externe unique; *m.scl*, massif scléreux unique; *ffo*, faisceau foliaire se rendant à la deuxième feuille; *lg*, liège de la région lésée; *éc*, écorce; *b*, bois; *l*, liber (gr. 50).

transforme en ailes, c'est également comme ici, au niveau de la première feuille pétiolée que cette transformation s'accomplit. Mais, dans les coupes transversales, le grand axe de la tige est toujours parallèle à celui de la feuille (fig. 12) et non pas perpendiculaire comme au niveau de cette seconde feuille du rameau R. D'ailleurs, la forme de la tige ainsi aplatie était tout à fait dissymétrique (fig. 17), et n'était nullement comparable à celle d'une tige ailée normale.

Ces différences tiennent à ce que le rameau, à ce niveau, tentait, en quelque sorte, de revenir à la structure normale des témoins en reconstituant dans l'écorce les deux fais-

ceaux externes dont il ne restait maintenant aucune trace, puisque l'unique faisceau externe était en entier entré dans la stipule. A cet effet, en même temps que le cylindre central s'est aplati, il est sorti (fig. 17), à l'une des extrémités du grand axe de ce cylindre, une petite dérivation qui

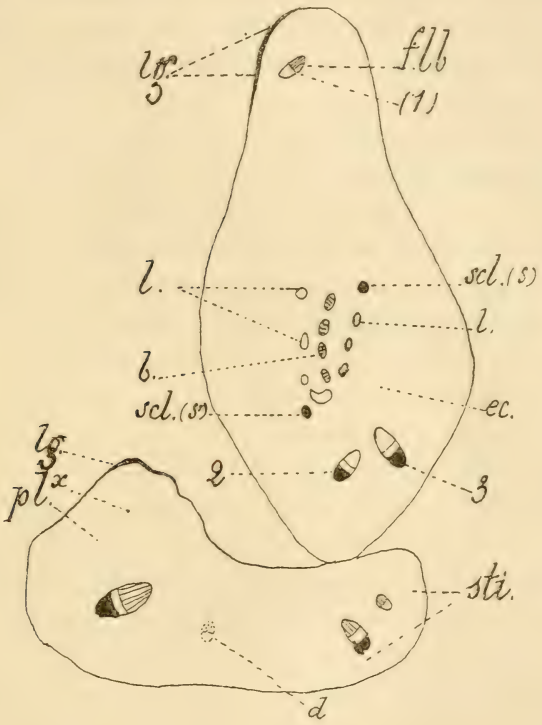


Fig. 17. — *Lathyrus Cicera* (3e lot : un cotylédon enlevé, gemmule sectionnée). — Schéma de la séparation de la deuxième feuille du rameau R. — *lg*, liège de la région lésée; *f.lb*, faisceau libéro-ligneux; *b*, bois; *l*, liber; *pl*, pétiole anormal de la deuxième feuille; *éc*, écorce; *d*, dérivation issue du faisceau stipulaire; *x*, lieu de formation d'un second faisceau latéral du pétiole (gr. 50).

s'est obliquement logée du côté lésé (*1*, fig. 17). A l'autre extrémité, du côté de l'aisselle de la feuille, il est sorti successivement deux autres dérivations issues du cylindre central.

Celle qui est sortie la première (*2*, fig. 17) peut être, comme la précédente, considérée comme un faisceau

externe reconstitué de toutes pièces. La seconde (*3*, fig. 17), est venue se loger à côté de ce faisceau externe nouvellement reconstitué. Son axe étant sensiblement perpendiculaire à celui de la précédente (*2*), elle était ainsi comparable à un faisceau intermédiaire. Mais ces deux dernières dérivations se sont assez rapidement soudées, de sorte qu'après la séparation de la feuille, le rameau R possédait dans l'écorce deux faisceaux externes, situés aux deux extrémités du grand axe, savoir : *1* d'une part, et *2*+*3* d'autre part. D'ailleurs le sclérenchyme péricyclique s'était lui-même aggloméré en deux petits massifs légèrement inclinés sur le grand axe des coupes en *s* et *s'* (fig. 17). En tout cas, quoique les deux massifs scléreux corticaux ne se soient pas encore reformés et que le rameau aplati soit toujours dépourvu d'ailes, on peut dire que la structure du rameau R se rapprochait déjà à ce deuxième nœud de celle d'un rameau normal. Il y a donc eu ici une *régénération anatomique* certaine.

J'ai constaté de même un essai de régénération dans le pétiole de cette seconde feuille. En effet, au moment où ce pétiole s'est séparé de la stipule, il ne renfermait qu'un seul faisceau, le faisceau médian. Il était donc dépourvu des deux faisceaux latéraux qui, dans les pétioles les plus simples, existent près des bords de la gouttière. Or, pour reconstituer ces deux faisceaux, il est d'abord resté dans le pétiole une petite dérivation (*d*, fig. 17), issue du faisceau stipulaire. Ainsi se trouvait remplacé l'un des faisceaux absents. Un examen attentif m'a montré que, dans les coupes sériées, la région où normalement devait se trouver (*x*, fig. 17) le deuxième faisceau latéral, a été le siège d'une multiplication active des cellules. Les parois de celles-ci, traitées par la double coloration (carmin et vert d'iode) se distinguaient légèrement des voisines, les unes par la coloration rose foncé du liber, les autres par une légère nuance verte. Il y a donc eu ici un début de différenciation des cellules du parenchyme en vaisseaux ligneux

ou libériens. Mais cette différenciation n'a pu se terminer, car les coupes situées plus près des limbes foliaires montraient nettement que ce second faisceau latéral est resté simplement ébauché et n'a pu évoluer complètement. Cette circonstance explique pourquoi l'un des limbes foliaires était infiniment plus développé que l'autre. D'ailleurs, ces limbes étaient à peine différenciés en une seule assise peu haute de palissades ventrales avec quelques rares lacunes dorsales.

En résumé, à ce deuxième nœud, c'est surtout dans le rameau lui-même que la régénération anatomique a été assez nettement accentuée.

Troisième feuille du rameau R. — Le mode de raccord de la troisième feuille n'est pas moins instructif. A ce niveau, le rameau a repris une forme plus massive et l'apla-

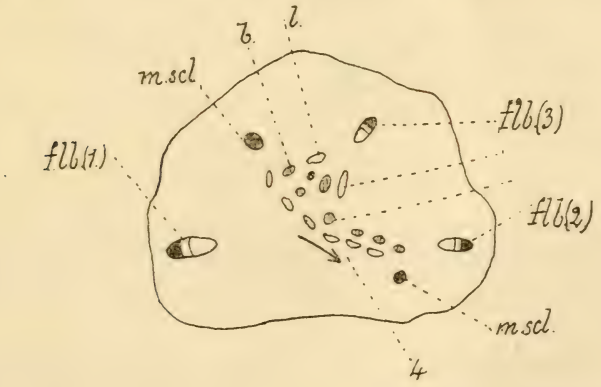


Fig. 18. — *Lathyrus Cicera* (3e lot : un cotylédon enlevé, gemmule sectionnée). — Coupe transversale schématisée du rameau R au-dessous de la troisième feuille. — *f.lb*, faisceau libéro-ligneux ; *m.scl*, massif scléreux cortical ; *b*, bois ; *l*, liber (gr. 50).

tissement signalé au nœud précédent n'est plus appréciable.

La troisième feuille a son origine entre les faisceaux externes *1* et *2* (fig. 18). Sur le rameau R, un peu au-dessous de cette origine, les éléments vasculaires du cylindre central, plus abondants qu'au nœud précédent,

s'agencent de telle sorte qu'une fraction importante du bois et du liber sort dans l'écorce du côté de la feuille dans la direction de la flèche (*1*). En même temps, une petite dérivation sort du cylindre central, du côté opposé (*3*). Les faisceaux *1*, *2* et une partie des éléments vasculaires, sortis en *4*, servent ainsi à alimenter la feuille. Or, la stipule unique s'organise en *2*, c'est-à-dire du côté de l'axe

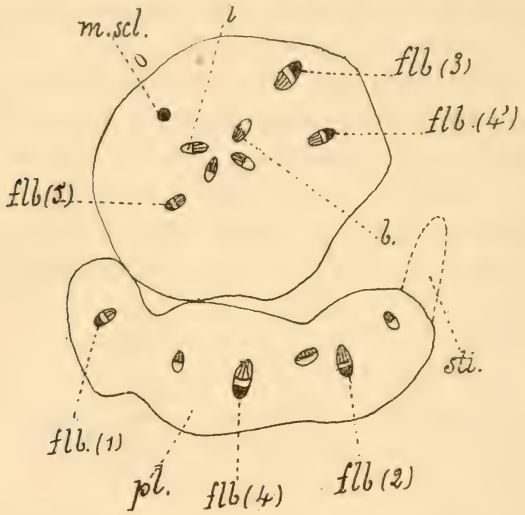


Fig. 19. — *Lathyrus Cicera* (3e lot : un cotylédon enlevé, gemmule sectionnée). — Coupe transversale schématisée du rameau R au niveau de la séparation de la troisième feuille. — *flb*, faisceau libéro-ligneux ; *pl*, pétiole ; *sti*, stipule ; *m.scl*, massif scléreux (gr. 50).

antérieurement lésé. Du côté du faisceau *1*, au contraire, la stipule à peine ébauchée ne peut s'individualiser.

La régénération est ainsi assez nette et semble devoir se produire précisément du côté où la plante tente de se reconstituer. En même temps, une nouvelle dérivation (*5*, fig. 19), assez faible, sort dans l'écorce pour remplacer le faisceau *1* entré dans la feuille. D'autre part, les quelques vaisseaux issus de *4* (fig. 18), et qui ne sont pas entrés dans la troisième feuille, restent en *4'* (fig. 19) pour former un troisième faisceau externe.

En résumé, au niveau de la séparation de la feuille,

le rameau R renferme maintenant dans l'écorce trois faisceaux externes (*3*, *4'*, *5*).

Ce faisceau *4'* est comparable, lui aussi, à un faisceau intermédiaire des tiges ailées. Cette structure anormale du rameau qui est ici pourvu de trois faisceaux externes tient à ce que la régénération d'ordre anatomique paraît devoir se produire plus nettement que la régénération d'ordre purement morphologique. La disposition et l'orientation des éléments libériens ou ligneux présentent, en effet, une certaine analogie avec celle des éléments homologues d'une tige ou d'un rameau ailé, mais comme les ailes ne se forment

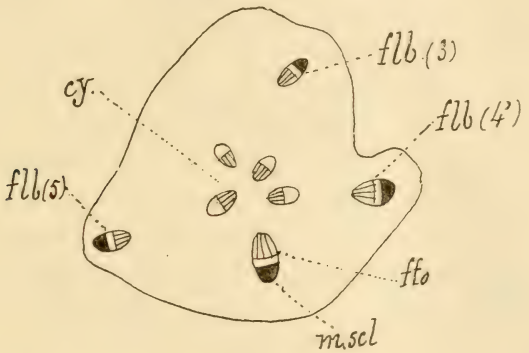


Fig. 20. — *Lathyrus Cicera* (3e lot : un cotylédon enlevé, gemmule sectionnée). — Coupe transversale schématisée du rameau R au-dessous de la quatrième feuille. — *flb*, faisceau libéro-ligneux ; *cy*, cylindre central ; *ffo*, faisceau foliaire ; *m.scl*, massif scléreux (gr. 50).

pas, il en résulte, dans la structure du rameau R, de remarquables anomalies. On peut distinguer alors dans les coupes transversales de ce rameau une région de l'écorce plus évoluée située du côté primitivement lésé, et une autre région moins évoluée située du côté non lésé, région qui a été arrêtée en quelque sorte dans son développement.

Le pétiole massif de cette troisième feuille était d'ailleurs fortement asymétrique. Il était alimenté par trois massifs libéro-ligneux dont un médian très élargi et deux latéraux plus petits et presque égaux. Aussi était-il pourvu de deux folioles presque égales.

Il est intéressant de constater que le cylindre central du rameau affectait, à partir de ce troisième nœud, une forme moins irrégulière. Il était constitué par quatre faisceaux libéro-ligneux très nets (fig. 20). Les vaisseaux du bois avaient un diamètre beaucoup plus grand que celui des vaisseaux libériens. Ils étaient séparés du liber par une assise génératrice très nette et très active dont toutes les cellules étaient orientées dans le même sens comme chez les témoins. Bien que le nombre des faisceaux libéro-ligneux de ce cylindre central soit resté plus petit que celui (six) des

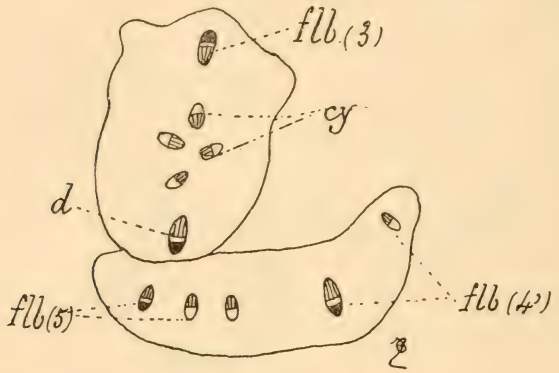


Fig. 21. — *Lathyrus Cicera* (3e lot : un cotylédon enlevé, gemmule sectionnée). — Coupe transversale schématisée du rameau R au niveau de la séparation de la quatrième feuille. Mêmes lettres que la figure 20 (gr. 50).

rameaux axillaires de la tige, on peut néanmoins conclure que le rameau a, à ce troisième nœud, acquis une structure qui se rapproche encore plus, qu'au nœud précédent, de la structure d'un rameau latéral du témoin.

Quatrième feuille du rameau R. — Enfin, au nœud suivant, la feuille pétiolée portait deux folioles égales et une seule stipule. Cette feuille s'est raccordée comme il suit avec le rameau.

Des trois faisceaux externes qui existaient alors dans l'écorce, deux sont entrés en entier dans la feuille (*5* et *4'*), l'autre (*3*) est resté en place et le faisceau foliaire est sorti

normalement en face le massif scléreux (*m.scl*, fig. 19). Ce faisceau foliaire a néanmoins laissé dans l'écorce une légère dérivation (*d*, fig. 21). Chez les témoins une telle dérivation est destinée à alimenter les rameaux axillaires de la feuille. Ici, au contraire, elle est restée dans l'écorce pour constituer l'un des deux faisceaux externes à l'une des extrémités du grand axe, passant d'ailleurs par le faisceau *3* (fig. 21). A partir de ce moment, le rameau R possède, comme un rameau du témoin, deux faisceaux externes et deux seulement. La seule différence qu'il présente avec un rameau du témoin, c'est qu'il ne porte pas d'ailes et qu'il est dépourvu dans l'écorce des deux massifs scléreux caractéristiques représentés (fig. 12). On peut remarquer d'ailleurs que cette faiblesse, ou même cette *absence de sclérenchyme*, est générale dans les organes en voie de régénération.

Quoi qu'il en soit, le raccord de cette quatrième feuille avec le rameau R s'est effectué suivant un processus qui ne ressemble pas à celui que nous avons étudié, soit chez les feuilles séminales, soit chez les feuilles pétiolées de la tige des témoins, soit même chez les feuilles des nœuds précédents de ce même rameau. Ici, quoique la présence de trois faisceaux paraisse devoir compliquer le phénomène, le processus est plus simple. L'un des deux faisceaux reste en place. Les deux autres entrent en entier dans cette quatrième feuille. Cette modification considérable dans l'anatomie du rameau R a pour cause la tendance que manifeste la plante de se rapprocher *aussi rapidement que possible* de la structure du témoin. C'est là un nouvel exemple et très intéressant de régénération anatomique.

Rameau cotylédonaire. — Le rameau cotylédonaire, d'un tiers plus long que le rameau R, portait trois feuilles bistipulées. Chacune d'elles était pourvue à son extrémité de deux folioles égales, à limbe très arrondi. Pourtant les folioles de la première étaient légèrement inégales.

Ces feuilles se raccordaient avec le rameau exactement de la même manière que les feuilles des rameaux latéraux des témoins.

De plus, la structure de ce rameau cotylédonaire était la même que celle d'un rameau latéral normal.

Conclusions finales concernant la morphologie interne du L. Cicera (*troisième lot*). — Au point de vue de la morphologie interne, l'ablation d'un cotylédon et le sectionnement de la gemmule au-dessus de la première feuille séminale ont eu pour résultat de provoquer dans l'appareil végétatif, et particulièrement dans le rameau de remplacement, de nombreuses irrégularités. Ces irrégularités tiennent à deux causes principales :

1° *Réduction du nombre et de la taille des vaisseaux conducteurs de la sève.* — L'assise génératrice, si abondante entre le bois et le liber des faisceaux des témoins, ne s'est en effet reformée que très lentement. Toujours très faible d'ailleurs dans le rameau cotylédonaire, elle n'a été, sur le rameau R, réellement active qu'au quatrième nœud. Certaines cellules du cylindre central se sont, il est vrai, cloisonnées en tous sens pour former du bois et du liber, mais les cellules ainsi cloisonnées n'ont donné naissance qu'à des vaisseaux ligneux ou libériens rares et de faible diamètre. Cette *faiblesse de l'appareil vasculaire est corrélative de la réduction de taille de toutes les feuilles* et de l'*arrêt de leur évolution* (différenciation peu nette du limbe en palissades et en lacunes ; absence de sclérenchyme).

2° Le rameau cotylédonaire *seul* portait des ailes à partir de la première feuille. Le rameau R en était totalement dépourvu. Néanmoins, les faisceaux externes qui, chez les témoins, sont logés dans la marge de l'aile, se sont reformés quand même par un processus assez compliqué. C'est précisément cette tendance manifeste du rameau R dépourvu d'ailes à rétablir les faisceaux externes — normalement situés dans les ailes — qui a causé des irrégularités pro-

fondes dans la structure de ce rameau. Exemples : au premier nœud un seul faisceau externe ; au-dessus du deuxième nœud, trois faisceaux ; au quatrième nœud, deux faisceaux.

En résumé, chez le rameau R, la *régénération d'ordre purement morphologique a été moins accentuée que la régénération des tissus.*

Quatrième lot : Les cotylédons restant en place, gemmule supprimée au-dessus de l'insertion des cotylédons. — Les résultats constatés dans cette série furent analogues à ceux de la troisième série. Ils se traduisaient partout :

1° Par une réduction constante de l'appareil végétatif (tige, rameaux, feuilles) ;

2° Par une diminution du nombre des rameaux axillaires des premières feuilles séminales ;

3° Par une réduction du nombre et de la taille des feuilles ;

4° Par un système vasculaire plus réduit caractérisé par des vaisseaux conducteurs plus rares et de plus petit diamètre que chez les témoins.

L'un des échantillons ainsi sectionnés présentait une irrégularité tout à fait remarquable. L'entre-nœud compris entre les deux feuilles séminales était pourvu de deux stipules normales par leur forme, mais insérées d'une façon tout à fait arbitraire sur deux génératrices différentes de la tige.

Cinquième lot : Enlevé les deux cotylédons, la radicule et la gemmule restant intactes. — Aucune levée.

2° Lathyrus Aphaca.

Premier lot : Témoins. — Un mois après le semis, la hauteur moyenne des échantillons était de 105 millimètres. Chaque exemplaire portait deux feuilles séminales écailleuses et tridentées à l'aisselle desquelles les rameaux s'étaient très peu développés.

Au-dessus de ces deux feuilles séminales étaient nées deux feuilles normales bifoliolées avec stipules égales et sagittées. Les stipules de la première de ces feuilles étaient plus petites et surtout plus étroites que celles de la seconde. Entre les deux folioles très arrondies de chaque feuille était situé un organe impair très petit. Enfin, à partir du cinquième nœud, la feuille était réduite à une vrille plus ou moins longue, mais les stipules, de forme lancéolée, appliquées contre la tige, étaient très élargies (longueur 6 millimètres, largeur 7 millimètres). Il n'existait donc en résumé que deux feuilles séminales sessiles et tridentées et deux feuilles normales bifoliolées. Tous les autres nœuds n'étaient pourvus que de larges stipules.

Or, si l'on remarque :

1° Que la nervation des stipules est palmée chez le *L. Aphaca* comme chez la plupart des premières feuilles peu évoluées des Légumineuses (*Trifolium*, *Pisum*);

2° Que la nervation des deux feuilles normales du *L. Aphaca* est, au contraire, pennée;

3° Que le limbe arrondi (et non aigu) des folioles normales des feuilles bifoliolées ressemble au limbe des folioles des rameaux axillaires des *Lathyrus* en général et en particulier de *L. Cicera.*

4° Que, d'autre part, la forme arrondie du limbe *s'est toujours*, à la base de la tige, présentée dans les autres échantillons mutilés dans lesquelles la régression est certaine;

5° Que, dans toutes les expériences relatives à l'espèce précédente, la régression d'une feuille s'est d'abord manifestée par une diminution de sa taille, puis finalement par sa transformation en un organe filiforme;

6° Si l'on tient compte d'ailleurs de ce fait plusieurs fois vérifié que les feuilles des rameaux axillaires sont généralement moins compliquées que les feuilles de la tige principales, on pourra admettre que ce remplacement des feuilles normales par des stipules adaptées est un phénomène de régression.

Ces remarques nous permettent dès maintenant de prévoir que les variations des plantes issues des graines mutilées seront chez le *L. Aphaca* moins fortes que chez les types étudiés antérieurement.

Deuxième lot : Un cotylédon enlevé, gemmule intacte. — Un mois après le semis un échantillon moyen choisi dans le semis avait 65 millimètres de hauteur (témoin : 105 millimètres).

Les deux premières feuilles, séminales, étaient très petites, mais leur forme était comparable à celle des témoins.

La première feuille au-dessus des feuilles séminales était réduite à un petit prolongement filiforme de 1 à 2 millimètres de longueur. Elle portait à sa base deux stipules aiguës, simples, non sagittées et de 2 millimètres de longueur sur 1 millimètre de largeur.

La deuxième feuille pétiolée n'avait qu'une seule foliole arrondie au sommet (6 × 3 millimètres). L'autre foliole était avortée sans laisser de trace. A la base du pétiole étaient deux stipules triangulaires fortement inégales.

A partir de ce niveau, les nœuds ne portaient plus qu'une paire de stipules lancéolées de 4 millimètres de long sur 4 de large.

Conclusions. — L'ablation d'un cotylédon de *L. Aphaca* a eu pour résultats :

1° De diminuer la taille des différentes parties de la plante ;

2° De supprimer complètement les rameaux axillaires des feuilles séminales (déjà rares chez les témoins) ;

3° De provoquer une tendance à la disparition complète ou partielle des deux feuilles bifoliolées qui, chez les témoins existent au-dessus des deux feuilles séminales. L'opération a ainsi *accéléré le remplacement des feuilles par les stipules.*

Troisième lot : Un cotylédon enlevé, la gemmule supprimée au-dessus de l'insertion des cotylédons. — Un mois après le semis, la hauteur de la plante n'était que de 42 millimètres (témoin : 105 millimètres).

La gemmule s'était légèrement accrue en diamètre, mais

n'a pas été régénérée. Elle a été remplacée par un rameau né à l'aisselle de la première feuille séminale au-dessus de laquelle la section a été faite.

Les coupes transversales de cette portion de tigelle restée m'ont montré qu'elle était caractérisée :

1° Par une écorce très développée ;

2° Par un système vasculaire très réduit. L'anneau libéro-ligneux était représenté par quatre faisceaux. Deux de ces faisceaux étaient constitués par quatre ou six vaisseaux de bois de même diamètre que les vaisseaux du liber très petits. Les deux autres n'avaient que du liber. L'assise génératrice était nulle.

Au sommet de la section était née une petite feuille unifoliolée et unistipulée. La foliole de 2 millimètres de long sur 1 de large était très aiguë et sa forme ne rappelait ni celle des folioles normales ni celle des stipules. Son limbe était constitué par des cellules sphériques et indifférenciées. Les faisceaux de cette foliole très petits étaient au nombre de trois seulement.

Le rameau de remplacement né à l'aisselle de la première feuille séminale portait uniquement trois paires de stipules de taille très réduite mais de forme analogue à celle des nœuds supérieurs des témoins. Celles de la première paire et de la troisième étaient d'ailleurs légèrement inégales. Les plus grandes n'avaient que 3 millimètres de longueur.

Conclusions. — L'ablation d'un cotylédon et de la gemmule de *L. Aphaca* a eu pour résultats :

1° De diminuer la taille des différentes parties de la plante ;

2° De faire disparaître complètement le stade de feuille bifoliolée, les premières feuilles apparues sur le rameau de remplacement étant uniquement pourvues de stipules ;

3° De provoquer des irrégularités dans le développement des organes foliaires ;

4° De réduire le système vasculaire.

3° Cicer arietinum.

Premier lot : Témoins. — Chez le *Cicer arietinum*, comme chez toutes les Viciées, les cotylédons sont hypogés et les deux premières feuilles séminales sessiles et tridentées ont un aspect écailleux.

Toutes les autres feuilles sont pétiolées, stipulées et composées imparipennées. Leurs folioles opposées sur le pétiole sont ovalaires et fortement dentées. Le nombre des folioles des feuilles pétiolées caulinaires est de plus en plus grand à mesure qu'on considère des organes de plus en plus élevés sur la tige, et il paraît suivre une progression arithmétique. La première en a généralement 7 et les suivantes 9, 9, 11, 11, 13,... etc. jusqu'à 17, nombre maximum.

Dans le cas le plus fréquent, la tige se développe complètement et est pourvue à son sommet d'un bourgeon terminal à développement normal.

Il naît à l'aisselle de chaque feuille séminale, et même des deux premières feuilles pétiolées caulinaires, un rameau portant des feuilles à folioles peu nombreuses : la première en ayant au moins 3 et les suivantes rarement plus de 9. Ainsi dans cette première forme que j'appellerai A (*tige à bourgeon terminal caulinaire*), les feuilles se développent plus que les rameaux.

Dans une seconde forme que j'appelle B, la tige avorte au-dessus de l'une quelconque des premières feuilles caulinaires. Elle est alors remplacée par les rameaux axillaires situés au-dessous sur l'axe principal. Ces rameaux sont pourvus de très longs entre-nœuds, ils sont plus grands que les rameaux axillaires de la forme A, mais le nombre des folioles est toujours plus petit que chez les feuilles caulinaires. Parfois même, il se développe un rameau cotylédonaire portant rarement plus de trois feuilles.

Le nombre des folioles de chaque feuille de ce rameau cotylédonaire est assez petit, il ne dépasse pas sept. Bien

plus, la première feuille *est toujours unifolioliée* et la foliole unique très réduite est peu ou pas dentée.

Enfin, les folioles des rameaux axillaires de cette forme B, toujours plus petites que les folioles des feuilles caulinaires, sont moins fortement dentées. Parfois même, pourvues simplement au sommet d'une petite échancrure, elles ont la forme cordiforme des folioles de *Vicia sativa*.

Fig. 22. — *Cicer arietinum* (témoin d'un mois, forme A). — *cot*, cotylédons ; *fs*, feuille séminale ; *sti*, stipules ; *rax*, rameau axillaire ; *bg*, bourgeon ; *fe*, feuille (1/2 gr. nat.).

En résumé, chez les témoins de la forme A (*à bourgeon terminal caulinaire*), les feuilles caulinaires portent un grand nombre de folioles et prennent un plus grand développement que les rameaux.

Chez les témoins de la forme B (*sans bourgeon terminal caulinaire*), les rameaux axillaires prennent un plus grand développement que les feuilles caulinaires. Les entre-nœuds sont plus longs, et les folioles moins nombreuses tendent à prendre une forme plus simple que chez le témoin A.

Deuxième lot : Un cotylédon enlevé, gemmule intacte. — La tige principale avait avorté au-dessus de la deuxième feuille pétiolée caulinaire. C'est donc au témoin de la deuxième forme (B) que je comparerai cet échantillon mutilé.

Trois semaines après le semis, la hauteur totale d'un échantillon moyen était de 65 millimètres (témoin B : 95 mil-

limètres). Les deux feuilles séminales étaient peu différenciées et les trois lobes si accentués chez le témoin ne se distinguaient ici que par trois petites dents au sommet de l'organe.

Les deux feuilles caulinaires étaient constituées uniquement par un lobe médian atrophié flanqué de part et d'autre d'une petite pointe stipulaire. Cette disposition rappelle absolument celle des feuilles séminales des témoins.

La première feuille séminale portait à son aisselle un court rameau de 25 millimètres de longueur muni d'une seule feuille trifoliolée à pétiole très grêle. Des trois folioles de cette feuille, les deux latérales à peine dentées étaient réduites à deux petits limbes d'une longueur de 2 et 3 millimètres et de 1 millimètre de largeur. Le limbe de la foliole impaire, à peine denté, avait 5 × 3 millimètres (foliole comparable du témoin, 8 × 4 millimètres). Or le rameau correspondant du témoin B, né à l'aisselle de la première feuille séminale, avait trois feuilles dont les deux premières étaient pentafoliolées et la dernière avait neuf folioles.

La deuxième feuille séminale portait également un rameau axillaire muni de trois feuilles. Celles-ci étaient séparées les unes des autres par de courts entre-nœuds (exemple : le premier entre-nœud avait 12 millimètres de longueur; premier entre-nœud du témoin B : 40 millimètres). Elles étaient d'ailleurs à peu près comparables par leur forme à celles du témoin B.

Enfin, il était né à la base du pétiole de chacune des deux feuilles caulinaires avortées un rameau axillaire dont le second, c'est-à-dire le plus rapproché de l'extrémité de la tige avortée, prit seul la direction verticale. Il portait au-dessous du bourgeon terminal non épanoui une feuille bistipulée à cinq petites folioles inégales.

Le rameau axillaire de la première feuille caulinaire avortée présentait dans son développement une inégalité remarquable. Son premier nœud portait deux stipules : l'une d'elles était simple et non dentée ; l'autre était pour-

vue à son extrémité terminale d'une foliole dentée identique par sa forme à une foliole normale des témoins. Cette disposition que j'ai d'ailleurs trouvée plus d'une fois dans mes expériences sur le *Cicer arietinum* est due sans doute à une soudure de la feuille et de la stipule.

Anatomie. — Les coupes anatomiques m'ont montré que la tige et les rameaux de l'échantillon mutilé se distinguaient des organes homologues du témoin B :

1° Par une section transversale beaucoup plus petite (un tiers environ);

2° Par la faiblesse de l'appareil de soutien (sclérenchyme et endoderme);

3° Par la réduction considérable de l'appareil vasculaire.

En particulier, l'anneau libéro-ligneux qui, à la base de la tige et des rameaux du témoin B est presque ininterrompu et assez puissant est, chez l'échantillon mutilé, toujours faible et discontinu. Ainsi, le rameau axillaire de la deuxième feuille écailleuse était, au niveau de la première feuille, pourvu de huit faisceaux largement séparés les uns des autres. De ces huit faisceaux, deux étaient totalement dépourvus de bois et n'étaient représentés que par quelques cellules de liber. D'autres n'avaient que deux ou trois petits vaisseaux ligneux. Les deux plus importants pourvus d'une douzaine de petits vaisseaux du bois étaient situés en face des génératrices sur lesquelles les feuilles sont insérées normalement. Deux autres (pourvus de six à huit vaisseaux) étaient situés en face de l'origine des stipules. D'ailleurs, le retard apporté par la mutilation au développement de l'appareil conducteur était tel que ces deux faisceaux — destinés à alimenter les stipules — n'étaient pas, comme chez le témoin, sortis dans l'écorce. Les coupes en série m'ont montré que, pour se rendre dans les stipules, ils ont quitté le cylindre central en même temps que le faisceau foliaire, *et non au nœud antérieur*.

Le liber, quoiqu'ininterrompu, était plus abondant que

le bois. L'assise génératrice, souvent très faible, n'existait qu'en face des vaisseaux du bois.

On pouvait également constater la faiblesse du système conducteur dans les feuilles elles-mêmes.

Par exemple, alors que le pétiole de la première feuille du rameau axillaire de la deuxième feuille séminale était pourvu chez le témoin de cinq faisceaux, le pétiole homologue de l'échantillon mutilé n'en avait que trois beaucoup plus faibles.

Vus en coupes transversales, les limbes foliaires, toujours moins symétriques que ceux des témoins, étaient pourvus de palissades plus basses et moins évoluées que celles des feuilles du témoin B.

Conclusions concernant les expériences du deuxième lot. — L'ablation d'un cotylédon chez le *Cicer arietinum* a eu pour résultats :

1° De déterminer un retard général dans le développement de toutes les parties de la plante (entre-nœuds, pétioles, limbes).

Au point de vue morphologique, ce retard a eu pour but de provoquer la naissance des feuilles moins compliquées que celles du témoin B.

Premier exemple. — Le rameau axillaire de la première feuille séminale portait chez le témoin B trois feuilles ayant respectivement cinq, cinq, neuf folioles égales et chez l'échantillon mutilé une seule feuille à trois folioles très inégales.

Deuxième exemple. — Le rameau axillaire de la première feuille pétiolée portait chez le témoin B deux feuilles ayant respectivement cinq ou sept folioles, et sa longueur était de 70 millimètres.

Chez l'échantillon mutilé, la première feuille du rameau homologue du précédent était réduite à ses stipules anormales; la deuxième et la troisième feuilles avaient sept folioles, mais la longueur totale du rameau n'était que de 38 millimètres.

2° De réduire d'une façon très nette l'appareil conducteur de la sève, tant par le nombre que par la taille des vaisseaux. De plus, cette réduction porte surtout sur le bois.

Troisième lot : Un cotylédon enlevé, la gemmule supprimée au-dessus de l'insertion des cotylédons. — En raison de la diversité des résultats obtenus, j'étudierai deux exemplaires E et F caractéristiques choisis dans l'ensemble.

1° *Exemplaire E.* — Un mois après le semis, l'axe principal s'était, au niveau du cotylédon resté, considérablement dilaté. Cette proéminence anormale, de forme irrégulière, avait suivant son grand axe transversal 7 millimètres de diamètre, et la hauteur était de 8 millimètres.

Elle portait deux rameaux. L'un, né au sommet de la dilatation, au niveau de la cicatrice provenant de l'ablation du cotylédon, avorta rapidement. Le second, constituant à lui seul tout l'appareil végétatif, et né à l'aisselle du cotylédon resté, avait alors une longueur de 140 millimètres (témoin A : 140 millimètres ; témoin B : 95 millimètres).

Ce rameau unique était totalement dépourvu de rameaux axillaires. Un mois après le semis, il portait huit feuilles seulement.

Le même jour, le témoin B en portait déjà trente.

La première feuille de ce rameau cotylédonaire était composée d'un petit lobe unique, légèrement aigu, indifférencié et sessile. Elle portait à son aisselle un bourgeon axillaire qui ne se développa pas.

La deuxième, également très petite, séparée de la première par un court entre-nœud, tridentée à son extrémité terminale, avait l'apparence d'une feuille écailleuse.

Elle était, à son aisselle, pourvue d'un très petit rameau dont la première feuille, de 5 millimètres de longueur, était brièvement pétiolée et unifoliolée. Le limbe unique était légèrement denté au sommet.

Remarquons immédiatement l'énorme régression qui se manifeste à ces deux premiers nœuds. Contrairement à ce qui se passe sur les rameaux cotylédonaires, les deux premières feuilles de ce rameau sont écailleuses, elles présentent une certaine ressemblance avec des feuilles séminales. De plus, ce n'est qu'au deuxième nœud

qu'une feuille pétiolée peut s'organiser. Encore est-elle unifoliolée.

La troisième feuille également unifoliolée avait un pétiole de 12 millimètres de longueur. Le limbe, assez réduit, long de 6 millimètres était légèrement denté. Elle portait à son aisselle un rudiment de bourgeon axillaire et à sa base deux stipules tout à fait inégales. L'une de ces stipules était constituée par une petite pointe de 1 millimètre à peine. L'autre, coalescente avec la tige sur presque toute la longueur de l'entre-nœud inférieur, était formée d'un lobe unique très aigu, de 9 millimètres de longueur.

La quatrième feuille, pentafoliolée assez longuement pétiolée, avait 35 millimètres de longueur et elle n'était pourvue que d'une seule stipule. Les cinq folioles, au lieu d'être, comme chez les témoins, opposées ou subopposées sur le pétiole, étaient au contraire franchement alternes et d'ailleurs l'alternance était irrégulière.

La cinquième feuille portait deux stipules anormales quant à leur longueur (presque le double des stipules des témoins au même niveau). Les sept folioles alternes dont elle était pourvue étaient de taille très inégales. Leur longueur était respectivement 5, 6, 8, 8, 3 et 7 millimètres à partir de la base du pétiole.

Fig. 23. — *Cicer arietinum* (3e lot : un cotylédon enlevé, gemmule sectionnée). Plante d'un mois. Exemplaire F. — *cot*, cotylédon resté ; *p.ge*, portion de gemmule restée après le sectionnement ; Rα, rameau α ; Rβ, rameau β ; *fo*, foliole ; *pl* + *sti*, pétiole soudé à une stipule ; *1. 2. 3. 4*, feuilles successives de chaque rameau ; *bg*, bourgeon terminal (1/2 gr. nat.).

Enfin les trois feuilles suivantes, un peu plus régulières en ce qui concerne la dimension des folioles, étaient toutes paripennées et portaient respectivement huit, dix et douze folioles. Chez ces feuilles, la forme paripennée était visiblement due à l'avortement de l'une des dernières folioles.

2° *Exemplaire F: Un cotylédon enlevé, gemmule supprimée.* — Un mois après le semis, cet exemplaire, très vigoureux, était pourvu de deux rameaux cotylédonaires de dimensions sensiblement égales. Leur hauteur commune était de 175 millimètres (témoin A : 140 millimètres; témoin B : 95 millimètres). Le nombre total des feuilles était de quinze (témoin B : trente). Comme dans l'exemplaire précédent, aucun rameau ne s'était développé à l'aisselle des feuilles.

Cet exemplaire ayant déjà été brièvement décrit [24], je l'étudierai ici avec détails, et, pour simplifier, je traiterai l'une après l'autre la morphologie et l'anatomie de chacun des organes examinés en adoptant l'ordre suivant :

1° Portion basilaire de la gemmule restée;

2° Rameau né du côté du cotylédon resté (je l'appelle α);

3° Rameau né du côté du cotylédon enlevé (je l'appelle β).

1° *Portion basilaire de la gemmule restée.* — La portion basilaire de la gemmule restée au-dessous de la section s'est légèrement allongée, mais la gemmule n'a pas été régénérée. Il est cependant né, au niveau de la section, deux petites feuilles très peu différenciées. Ces deux feuilles sessiles ayant à peine un millimètre de longueur étaient l'une unilobée, l'autre irrégulièrement trilobée. Elles étaient insérées l'une au-dessus de l'autre sur la génératrice passant par le point d'insertion des feuilles séminales (si celles-ci s'étaient développées). Elles étaient constituées par une partie épaisse renfermant un faible faisceau à bois tourné du côté de l'axe et par une partie amincie en forme de limbe avec quelques rares vaisseaux. L'ensemble était formé

d'un parenchyme indifférencié de cellules irrégulières ou sphériques sans trace de différenciation en palissades ou lacunes.

Quant à la portion de gemmule restée, les coupes

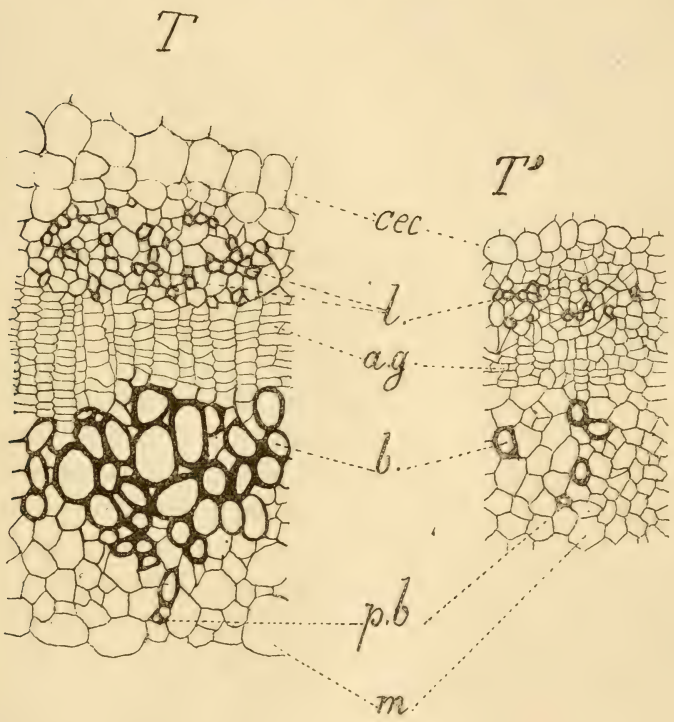


Fig. 24 et 25. — *Cicer arietinum.* — Comparaison du système vasculaire de la tige d'un témoin (T) au-dessous de la première feuille séminale et de la portion de gemmule restée (T') de l'exemplaire F (3e lot). Cette dernière coupe pratiquée en *p.ge* (fig. 23). — *fp*, fibres péricycliques ; *l*, liber ; *a.g*, assise génératrice ; *b*, bois ; *m*, moelle ; *pb*, pôle ligneux (gr. 200).

transversales pratiquées dans cet organe montrent qu'elle était caractérisée par un développement de l'écorce plus grand que chez les témoins et par une extrême réduction du système vasculaire. Les vaisseaux du bois très petits étaient disséminés par groupes de un à six le plus souvent.

Les figures 24 et 25 montrent d'ailleurs l'énorme dis-

proportion qui existe entre les éléments vasculaires comparés au même niveau sur l'échantillon mutilé et sur le témoin.

2° *Étude du rameau α.* — Ce rameau portait huit feuilles. La première, distante de 15 millimètres de la base du rameau, était formée d'une petite écaille aiguë de 3 millimètres de longueur (*1*, fig. 23). Vu en coupe transversale, cet organe était fortement asymétrique (fig. 26). Cette asymétrie est due à ce qu'un côté seulement de l'organe s'est développé en une partie aplatie assimilable à un limbe (*rlb*). L'autre côté, plus épais (*rpl*), avait une forme qui rappelait d'assez loin celle d'un pétiole. Mais ce pétiole ne renfermait que deux faisceaux opposés par leur bois comme un pétiole cotylédonaire. D'ailleurs, il n'est pas sorti dans cette feuille de faisceaux latéraux comme il en sort normalement dans les feuilles séminales ou dans les feuilles normales des témoins. La région aplatie (*rlb*) constituée par un parenchyme homogène de cellules sphériques ne présentait aucune trace de palissades ou de lacunes. Elle était ainsi comparable à un limbe de feuille séminale.

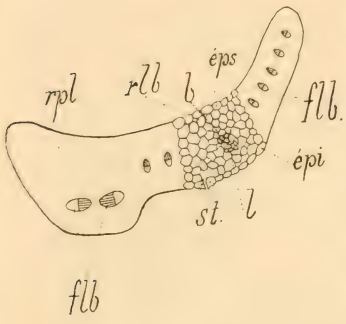


Fig. 26. — *Cicer arietinum* (3e lot). Exemplaire F. — Coupe transversale schématisée de la première feuille née sur le rameau α de la figure 23. — *rpl*, région homologue d'un pétiole; *rlb*, région homologue d'un limbe stipulaire; *flb*, faisceau libéro-ligneux; *b*, bois; *l*, liber; *éps*, épiderme ventral; *épi*, épiderme dorsal; *st*, stomate (gr. 25).

Cette première feuille du rameau α réunit donc des caractères d'*un pétiole cotylédonaire* et des caractères de *feuille séminale*.

Au deuxième nœud de ce rameau α, il existait deux stipules isolées de forme et de taille très différentes (*2*, fig. 23). L'une, née la première, était formée d'un petit lobe non denté, aplati et obtus de 7 millimètres de longueur. L'autre, beaucoup plus grande, très élargie, de 10 millimètres de

longueur, fortement arquée et bidentée du côté concave, était *orientée dans un plan vertical*. Elle portait à son extrémité une foliole presque rectangulaire au sommet, à nervures palmées et dont le pétiole était, sur toute sa longueur, soudé à cette stipule arquée.

La structure de cette foliole était normale. Ces deux stipules, si différentes d'aspect, avaient néanmoins une constitution analogue. Chacune d'elles était reliée au cylindre central par un faisceau médian et deux latéraux comme dans les feuilles pétiolées.

Considérées dans la région moyenne de leur longueur, elles présentaient toutes deux une marge plus épaisse que l'autre. Par la disposition de ses faisceaux et sa différenciation en parenchymes palissadique et lacuneux, la partie mince était comparable à un limbe stipulaire (*rgl*, fig. 27). Par l'orientation de ses faisceaux et la disposition de son parenchyme en cellules grandes et irrégulières, la marge épaisse (*rgpl*) pouvait être assimilée à la moitié d'un pétiole normal. Les organes foliaires du deuxième nœud présentaient ainsi *à la fois* des caractères *de pétiole normal* et des caractères *de limbe stipulaire*.

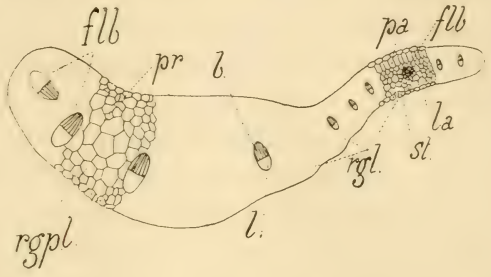


Fig. 27. — *Cicer arietinum* (3e lot). Exemplaire F. — Coupe transversale schématisée de l'organe en faux, né au deuxième nœud du rameau α de la figure 23. — *flb*, faisceau libéro-ligneux ; *pr*, parenchyme ; *pa*, palissades ; *la*, lacunes ; *st*, stomate ; *rgpl*, région homologue d'un pétiole ; *rgl*, région homologue d'un limbe stipulaire ; *b*, bois ; *l*, liber (gr. 25).

Au troisième nœud était insérée une feuille pétiolée de 30 millimètres de longueur (*3*, fig. 23). Elle portait six folioles dentées de forme presque normale, alternes sur le pétiole. La première, à partir de la base, était notablement plus large que les autres (8 millimètres au lieu de 3 ou 4).

Cette foliole paraissait avoir été formée par la soudure de deux autres. Cette troisième feuille était pourvue à sa base de deux stipules tout à fait inégales. L'une était réduite à une petite pointe de un millimètre de longueur. L'autre était normale.

Le pétiole différait d'un pétiole normal par l'importance de ses faisceaux latéraux pourvus d'ailleurs d'une assise génératrice extrêmement puissante.

La quatrième feuille (*4*, fig. 23) était pourvue de sept folioles opposées. Mais, immédiatement à la base de la première paire de folioles, il en était né deux autres très petites insérées au même endroit que cette première paire sur le pétiole, de sorte qu'au premier nœud du pétiole, il existait deux grandes folioles et deux petites. Les stipules égales étaient de forme normale.

La cinquième feuille (fig. 23) avait dix folioles toutes alternes sur le pétiole, et la dernière était franchement impaire. Les deux stipules plus allongées que des stipules normales étaient inégales. La forme imparipennée ne paraissait pas due à l'avortement d'une foliole terminale.

Enfin, les trois feuilles suivantes portaient respectivement dix, treize et quinze folioles toutes opposées ou subopposées sur le pétiole (fig. 23).

J'ajouterai que toutes ces feuilles se raccordaient normalement avec le cylindre central par trois faisceaux, un médian se rendant à la feuille et deux latéraux aux stipules.

3° *Étude du rameau* β. — Ce rameau β né à l'aisselle du cotylédon enlevé portait sept feuilles.

Le premier nœud présentait une disposition identique à celle du *deuxième nœud* du rameau α, c'est-à-dire deux stipules inégales, l'une simple et indifférenciée, l'autre fortement arquée, dentée du côté concave, orientée dans un plan vertical.

Cette dernière portait à son sommet une foliole presque

carrée à son extrémité, fortement dentée, à nervation pennée et dont le pétiole était soudé longitudinalement à cette stipule arquée.

La constitution anatomique de ces organes était identique à celle des organes du premier nœud du rameau α.

La deuxième feuille portait deux stipules égales unidentées. Son pétiole de 25 millimètres de longueur était pourvu de trois folioles. La foliole impaire dont la forme irrégulière s'éloignait sensiblement de celle d'une foliole normale était beaucoup plus grande que les deux autres.

La troisième feuille, à deux stipules égales, était également trifoliolée. Les folioles égales étaient toutes les trois insérées à l'extrémité du court pétiole (10 millimètres).

La quatrième feuille à deux stipules égales portait sept folioles égales subopposées sur le pétiole.

Les trois dernières feuilles avaient respectivement dix, douze et treize folioles, chez lesquelles l'alternance sur le pétiole était très fréquente.

Conclusions. — L'ablation d'un cotylédon et de la gemmule avant le semis ont eu pour résultats :

1° De provoquer la naissance de rameaux cotylédonaires très rares chez les témoins. Ces rameaux cotylédonaires étaient en tout cas plus développés que ceux qui existent parfois chez les échantillons non mutilés.

Ces rameaux cotylédonaires étaient toujours dépourvus de rameaux secondaires. Ils portaient exclusivement des feuilles. Cette circonstance les distingue nettement des rameaux axillaires de la tige généralement pourvus de ramifications secondaires.

2° De déterminer un retard très net dans la plurifoliation. Ce retard s'explique comme il suit :

Chez les feuilles des rameaux axillaires de la tige des témoins non mutilés (A ou B), il y a toujours un retard dans la plurifoliation par rapport à celles de la tige, et ce retard est d'autant plus accentué que le rameau considéré est

situé plus bas sur l'axe principal. Ainsi dans l'exemplaire témoin de la deuxième forme (B) qui peut être considérée comme résumant le développement du *Cicer arietinum*, on voit que la première feuille du rameau cotylédonaire a toujours une seule foliole; la première feuille d'un rameau axillaire de feuille séminale en a toujours trois, la première feuille caulinaire normale en a parfois cinq et souvent sept.

L'ablation d'un cotylédon et de la gemmule au-dessus de l'insertion des cotylédons provoquant la naissance de rameaux axillaires cotylédonaires (très rares chez les témoins), il en résulte que la première feuille de l'appareil végétatif des graines mutilées a non plus trois, cinq ou sept folioles, mais une seulement. Par l'opération, on force donc la plante à passer par un stade qui, pour être normal, n'en est pas moins rare. Le végétal issu de la graine mutilée revient donc non pas à la première forme A (à bourgeon terminal caulinaire) du témoin, mais à la seconde forme (B) (sans bourgeon terminal caulinaire). Cet arrêt dans l'évolution est tel que, même au sommet de la plante, le nombre des folioles des feuilles est toujours plus petit chez les échantillons mutilés que chez les témoins.

3° De provoquer dans presque tous les organes foliaires — surtout à la base — une dissymétrie frappante dans la taille et la disposition des organes.

Cette dissymétrie atteint particulièrement les stipules qui, tant par leur forme que par leur nombre, sont très différentes de celles des échantillons témoins. En particulier, il importe de noter à cet égard deux faits saillants :

a) Disposition anormale des stipules au premier nœud qui, très souvent, portent à leur extrémité proximale une foliole différente au point de vue morphologique des folioles normales du *Cicer*.

b) Forme et disposition des stipules isolées au niveau desquelles les feuilles ne sont pas développées.

4° De modifier l'arrangement des folioles sur le pétiole.

Cette modification se manifeste de deux manières différentes :

a) Chez les témoins, la forme imparipennée est la règle ; la forme paripennée, au contraire, est l'exception.

Chez les échantillons mutilés, c'est la forme paripennée qui, par suite de l'avortement d'une foliole terminale ou subterminale est assez fréquente. La forme imparipennée ou bien est exceptionnelle à la base, ou bien ne se produit que tardivement aux dernières feuilles.

b) Chez les témoins, l'opposition est la règle, même dans les cas les plus défavorables. Chez les exemplaires mutilés, l'alternance des folioles est de beaucoup la plus fréquente.

5° De provoquer, au point de vue anatomique, des irrégularités remarquables dans tous les organes au moins à la base de la plante.

6° De réduire considérablement l'appareil vasculaire tant au point de vue de la taille que du nombre des vaisseaux conducteurs de la sève.

Quatrième lot : Les deux cotylédons restant en place, la gemmule supprimée au-dessus de l'insertion des cotylédons. — Les résultats présentent dans cette série une grande analogie avec ceux de la série précédente. Aussi, j'étudierai brièvement un seul exemplaire que j'ai appelé G.

Trois semaines après le semis il était né un rameau à l'aisselle de chaque cotylédon.

L'un des rameaux axillaires portait cinq feuilles et l'autre quatre. Toutes ces feuilles étaient dépourvues de rameau axillaire.

La première feuille de base de chacun de ces rameaux cotylédonaires était pétiolée et unifoliolée. La foliole unique était cordiforme et non dentée. Les stipules de ces premiers nœuds simples et non dentées étaient soudées à leur base.

Le nombre des folioles des feuilles de chaque rameau était successivement :

	1er Rameau.	2e Rameau.
1re feuille....	1 foliole cordiforme.	1 foliole cordiforme.
2e —	5 folioles normales.	2 folioles.
3e —	8 folioles (3 insérées ensemble au 1er nœud du pétiole).	7 folioles nettement alternes.
4e —	8 folioles.	9 folioles (les unes alternes, les autres opposées).
5e —	9 folioles.	9 folioles.

Conclusions. — L'opération a eu pour résultats :

1° De provoquer la naissance de rameaux cotylédonaires;

2° De retarder la plurifoliation ;

3° De déterminer la dissymétrie de tous les organes;

4° De modifier l'arrangement des folioles sur le pétiole;

5° De réduire l'appareil vasculaire.

4° Faba vulgaris (var. *major*).

Premier lot : Échantillons témoins. — Deux semaines après le semis, un échantillon moyen choisi parmi les témoins avait une hauteur de 150 millimètres. Il portait cinq feuilles, savoir : à la base, les deux feuilles séminales, et au-dessus trois feuilles pétiolées. Les deux feuilles séminales étaient écailleuses. Les autres étaient bifoliolées et bistipulées. Les feuilles séminales, dont la longueur était en moyenne de 10 millimètres, étaient sessiles et constituées par trois dents très peu accentuées.

Le pétiole de la première feuille normale était long de 10 millimètres. Il portait à sa base deux stipules allongées, simples, non dentées, de 15 millimètres de longueur. Les deux folioles égales extrêmement fortes et épaisses avaient 45 millimètres de longueur et autant de largeur.

La deuxième feuille pétiolée, dont le pétiole avait 13 millimètres de longueur, avait deux folioles à limbe simple et non denté de 50 millimètres de longueur. Les stipules fortes et larges avaient 15 millimètres. Elles étaient terminées à leur extrémité proximale par une pointe très aiguë et étaient, au contraire, nettement arrondies à leur base. Entre les

deux folioles était inséré un organe impair légèrement aplati, presque filiforme de 5 millimètres de longueur.

La troisième feuille pétiolée de forme analogue à la précédente était moins développée.

Enfin, la tige très robuste, presque quadrangulaire, avait, au-dessous de la première feuille normale, un diamètre de 8 millimètres.

Parfois les premières feuilles de ces rameaux axillaires étaient d'aspect écailleux, mais ce fait était dû simplement à un avortement du pétiole réduit à une petite dent. Ce pétiole se raccordait avec la tige exactement comme une feuille pétiolée normale. Contrairement à l'opinion de M. Massart [28] et de M. Gœbel [13], il n'y a donc en réalité *pas de feuilles séminales à la base des rameaux axillaires* (V. p. 361).

Fig. 28. — *Faba vulgaris* (var. *major*) (témoin de quinze jours). — *bg*, bourgeon terminal; *fs*, feuille séminale; *cot*, cotylédons (gr. nat.).

Chez le *Faba major*, les rameaux axillaires sont, même à la base, généralement assez rares. En tout cas, leur développement est toujours extrêmement restreint. Je n'ai d'ailleurs constaté qu'une seule fois, dans mes semis, l'existence d'un rameau cotylédonaire.

Deuxième lot : Un cotylédon enlevé avant le semis. Gemmule intacte. — J'examinerai successivement deux exemplaires C et B, également intéressants :

1° *Échantillon C.* — Deux semaines après le semis, la hauteur de l'axe principal était de 110 millimètres, c'est-à-

dire environ un tiers plus faible que celle des témoins. Son diamètre au-dessous de la première feuille normale était de 4 millimètres (témoins : 8 millimètres) (fig. 29).

La première feuille séminale (*1re fs*), d'aspect écailleux, était étroitement appliquée contre la tige. Elle était sessile, simple et à peine tridentée. Sa longueur était de 9 millimètres. Elle était d'ailleurs beaucoup moins épaisse que la première feuille séminale des échantillons témoins.

La deuxième feuille séminale (*2e fs*) avait trois dents très inégales. La plus forte, située du côté du cotylédon resté, avait 8 millimètres de longueur. Elle présentait une grande analogie avec une stipule normale. La dent médiane filiforme avait 4 millimètres de longueur. Quant à la troisième, située du côté du cotylédon enlevé, elle était réduite à une petite proéminence filiforme de 2 millimètres de longueur.

Fig. 29. — *Faba vulgaris* (var. *major*) (2e lot : un cotylédon enlevé, gemmule intacte ; exemplaire C). — *bg*, bourgeon terminal ; *sti*, stipule ; *1re fs*, *2e fs*, feuilles séminales ; *cot*, cotylédon resté ; *tco*, trace du cotylédon enlevé (gr. nat.).

La troisième feuille était bifoliolée, mais de ses deux folioles, l'une était un tiers plus développée que l'autre, et sa longueur était de 30 millimètres (témoin : 45 millimètres). Elle portait à sa base deux stipules très inégales. La plus forte était presque normale. L'autre, de forme elliptique, à peine différenciée et sans trace de nervation ou de dentelure n'avait que 5 millimètres de longueur (*sti*, fig. 29).

La quatrième feuille portait deux folioles très inégales. Elle était pourvue à la base du pétiole d'une stipule unique très forte, de 30 millimètres de longueur et de même forme qu'une stipule normale.

Au-dessus était situé le bourgeon terminal (*bg*).

2° *Échantillon C.* — Deux semaines après le semis, la hauteur totale de la plante était de 100 millimètres. Le diamètre de la tige était au-dessous de la première feuille normale de 3 millimètres (fig. 30).

La première feuille séminale étroite et longue de 15 millimètres (*1*, *fs*), à nervures assez accentuées, portait à son extrémité terminale trois petites dents égales. Elle était pourvue à son aisselle de deux rameaux, l'un de 2 millimètres, l'autre de 40 millimètres de longueur. Ce dernier avait deux feuilles. La première feuille unifoliolée, de 3 millimètres de longueur sur 2 de largeur, était légèrement pétiolée. L'une de ses deux stipules était très développée, l'autre était très réduite.

La seconde feuille de ce rameau était constituée par deux petites folioles d'un centimètre de longueur et ses stipules étaient également réduites.

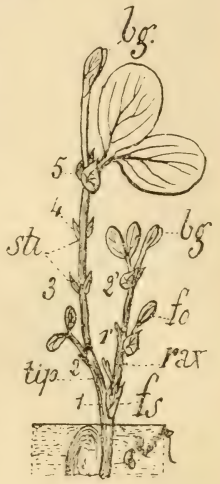


Fig. 30. — *Faba vulgaris* (var. *major*) (2e lot : exemplaire B). — *fs*, feuille séminale ; *rax*, rameau axillaire ; *fo*, foliole ; *sti*, stipule ; *bg*, bourgeon terminal ; *tip*, tige principale ; 1, 2, 3, 4, 5, feuilles successives de la tige principale ; 1', 2', feuilles du rameau axillaire (gr. nat.).

La deuxième feuille séminale sur la tige était réduite à deux petits lobes latéraux à l'aisselle desquels s'était développé un petit rameau de 10 millimètres de longueur (*2*, fig. 30).

La première et la deuxième feuille pétiolées de la tige insérées par suite aux troisième et quatrième nœuds étaient totalement avortées. Les stipules seules étaient légèrement développées en un lobe aigu à son extrémité proximale et à peine différencié (*3* et *4*, fig. 30).

Enfin la troisième feuille normale était bistipulée et bifoliolée, mais les limbes foliaires et stipulaires avaient une taille beaucoup plus petite que ceux des témoins (*5*, fig. 30).

En résumé, cet exemplaire B diffère morphologiquement du premier et des témoins :

1° Par l'avortement complet de ses deux premières feuilles pétiolées.

2° Par la naissance de rameaux axillaires aux feuilles séminales. Or, ces rameaux axillaires présentent, comme la tige de cet échantillon B, des phénomènes de régression.

Enfin les différences anatomiques entre la tige des échantillons sectionnés et celle des témoins sont très sensibles. Je les résume dans le tableau suivant :

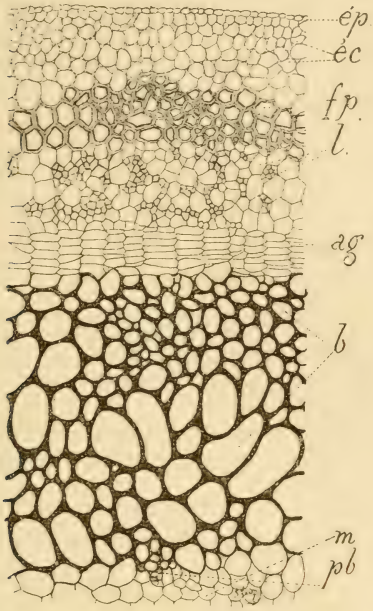
Structure de la tige des témoins (fig. 31).	*Structure de la tige des échantillons mutilés* (2e lot, fig. 32).
1. Écorce très réduite, moelle très développée.	1. Écorce plus développée, moelle plus réduite.
2. Vingt-cinq à trente faisceaux libéro-ligneux disséminés en assises peu profondes.	2. Huit à dix faisceaux disséminés et très faibles. Le plus souvent chaque faisceau ne renferme qu'un à trois vaisseaux ligneux.
3. Vaisseau du bois de très grand diamètre.	3. Vaisseaux du bois de diamètre très réduit et à peine plus larges que les vaisseaux libériens.
4. Assise génératrice très développée et presque ininterrompue.	4. Assise génératrice réduite à quelques rangées de cellules peu différenciées et situées uniquement au niveau des faisceaux. Le cloisonnement des cellules libériennes s'effectue dans tous les sens.
5. Liber très abondant.	5. Liber peu abondant. Les faisceaux libéro-ligneux les plus gros sont ceux qui sont situés dans l'écorce, et leur importance est sensiblement la même que chez les témoins.

Enfin les limbes foliaires des échantillons mutilés diffèrent simplement de ceux des témoins par leur épaisseur plus forte. La différenciation en palissades et en lacunes s'est effectuée à peu près de la même manière.

D'ailleurs les différences d'ordre morphologique sont aussi très sensibles. Par exemple, les coupes transversales pratiquées dans les limbes foliaires montrent que l'impor-

tance des nervures est beaucoup plus faible chez les échantillons mutilés que chez les témoins. La deuxième feuille pétiolée du témoin a dans sa région médiane trois nervures extrêmement fortes, celle du milieu ayant une épaisseur double de celle du limbe (fig. 33).

Chez les rameaux axil-



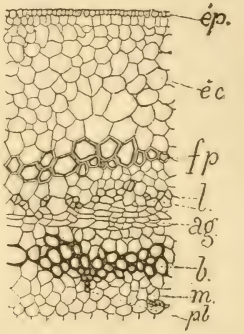


Fig. 31 et 32. — *Faba vulgaris* (var. *major*). — Comparaison dans le troisième entre-nœud d'un faisceau libéro-ligneux de la tige. — A gauche, chez le témoin; à droite, chez un échantillon sectionné du deuxième lot (du même âge); *l*, liber; *ag*, assise génératrice; *b*, bois; *pb*, pôle ligneux; *m*, moelle; *éc*, cellules corticales (gr. 200).

laires des témoins, la nervure médiane est encore très saillante et les deux nervures latérales le sont moins (fig. 34).

Dans les limbes foliaires des échantillons mutilés ou bien les nervures sont totalement absentes (au 1er nœud) (fig. 36) ou bien elles sont légèrement saillantes (au 2e nœud) (fig. 35).

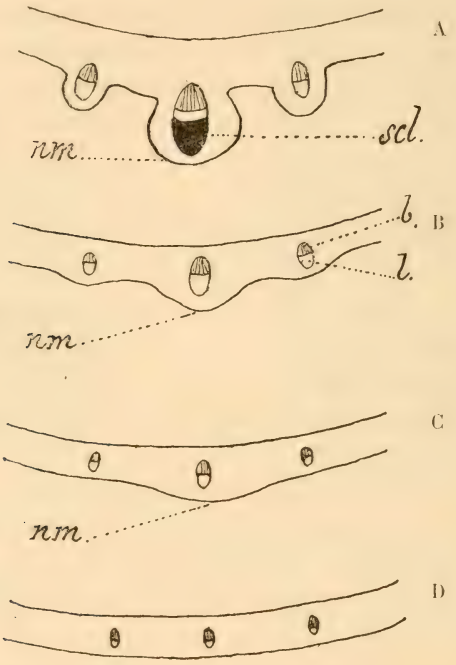
Conclusions. — L'ablation d'un cotylédon avant le semis a eu pour résultats chez le *Faba vulgaris* (var. *major*) :

1° De provoquer la naissance d'organes, tous de taille plus réduite que les organes correspondants des témoins;

2° De provoquer dans le développement de tous les organes (tige, feuilles, stipules) des irrégularités très grandes au point de vue du mode d'insertion ou de la taille;

3° De déterminer l'accroissement plus grand de l'écorce et de réduire, au contraire, d'une façon notable, l'importance du système vasculaire.

Troisième lot : Un cotylédon enlevé avant le semis. Gemmule sectionnée au-dessus de son insertion sur les cotylédons.



Faba vulgaris (var. *major*).

Fig. 33 à 36. — Comparaison des nervures des limbes foliaires. (Coupe transversale des limbes au niveau de la nervure médiane.)

A, limbe de la deuxième feuille pétiolée de la tige d'un témoin. — B, limbe de la deuxième feuille pétiolée d'un rameau axillaire d'un témoin. — C, limbe de la deuxième feuille pétiolée d'un rameau axillaire d'un échantillon sectionné du deuxième lot. — D, limbe de la première feuille du même rameau du deuxième lot. — *nm*, nervure médiane; *b*, bois; *l*, liber; *scl*, sclérenchyme (gr. 6).

— Deux semaines après le semis, la hauteur de la plante était de 90 millimètres (témoin : 150 millimètres).

Deux rameaux étaient nés à la base de l'axe principal : l'un à l'aisselle du cotylédon resté, l'autre à l'aisselle du cotylédon enlevé. Le rameau né à l'aisselle du cotylédon

enlevé était de moitié plus court que l'autre. Néanmoins il portait comme lui deux feuilles seulement. La première feuille très petite était constituée par trois lobes aigus presque égaux. Cette feuille écailleuse avait aussi l'aspect d'une feuille séminale, mais elle en différait en ce que les faisceaux qui alimentent les deux lobes latéraux correspondant aux stipules se raccordaient avec les faisceaux situés dans l'écorce *comme dans une feuille normale pétiolée* et non pas comme dans une feuille séminale. Ainsi, au point de vue morphologique, elle ressemblait à une feuille séminale, mais au point de vue anatomique elle se rapprochait d'une feuille normale pétiolée.

Par suite des sectionnements, les feuilles séminales qui, chez les témoins, suivent immédiatement les cotylédons, n'apparaissent jamais ni sur la tige, ni même sur les rameaux cotylédonaires aux nœuds qui, normalement, doivent porter des feuilles pétiolées.

La forme (feuille écailleuse) est donc exclusivement localisée sur l'embryon.

La deuxième feuille, franchement normale, était bifoliolée et bistipulée. Les limbes foliaires et stipulaires quoique beaucoup plus réduits que ceux des témoins présentaient néanmoins avec eux une grande analogie tant sous le rapport morphologique que sous le rapport anatomique.

Le rameau né à l'aisselle du cotylédon resté avait un diamètre un peu plus fort que l'autre.

La première feuille de base portait une foliole allongée de 23 millimètres de longueur, et une autre foliole filiforme de 4 millimètres de longueur. Le pétiole court était muni à sa base de deux stipules allongées, simples, non dentées, d'une largeur de 8 millimètres et de taille égale.

La deuxième feuille était bifoliolée et bistipulée. Les limbes foliaires étaient très inégaux, tandis que les limbes stipulaires étaient de même dimension.

Un autre exemplaire (exemplaire E) de ce même lot

s'était développé beaucoup plus difficilement encore que le précédent. Chacun de ses deux rameaux cotylédonaires très réduit ne portait qu'une feuille, et la hauteur de l'appareil végétatif n'était que de 40 millimètres, à peine le quart de celle des témoins.

Le rameau situé du côté du cotylédon resté n'avait qu'une feuille unistipulée à deux folioles très inégales.

Le rameau situé du côté du cotylédon enlevé ne portait également qu'une feuille, mais celle-ci était bistipulée et unifoliolée.

Or, les coupes anatomiques m'ont révélé la présence, dans ce rameau, de trois faisceaux situés dans l'écorce, au lieu de deux qu'on trouve toujours chez les témoins.

Cette circonstance tient à ce qu'à peu de distance au-dessous du nœud unique un faisceau de l'anneau libéro-ligneux avait commencé à sortir dans une feuille. Mais les deux faisceaux situés normalement dans l'écorce n'ayant pas envoyé de ramification du côté de ce faisceau foliaire, le développement de la feuille a été arrêté et ce faisceau foliaire est resté dans l'écorce. D'ailleurs aucune différence extérieure ne décelait cette différenciation. C'est là un nouvel exemple du trouble profond que la mutilation a apporté au développement de l'appareil végétatif.

Les coupes transversales pratiquées à divers niveaux m'ont montré que ces rameaux présentent par rapport aux rameaux des témoins des différences de même ordre que celles que j'ai constatées dans les plantes du deuxième lot. Je les résumerai comme il suit :

1. Écorce plus réduite que chez les témoins ;
2. Cellules de parenchyme plus petites ;
3. Bois et liber moins abondants ;
4. Assise génératrice moins différenciée ;
5. Noyaux cellulaires extrêmement volumineux.

Structure de la portion de gemmule restée. — Il n'est pas sans intérêt de rechercher quelle est la structure de la portion de gemmule restée au-dessous des cotylédons.

Les coupes transversales de cet organe m'ont montré que la portion de la gemmule, située entre la section et les cotylédons, diffère de la région homologue de la tige des témoins :

1° Par son écorce très épaisse. Ainsi, chez les témoins, au-dessous de la première feuille, l'écorce de la tige est très réduite. Dans la portion de gemmule restée, au contraire, l'écorce est très développée (trois ou quatre fois plus que dans la tige de témoins) (fig. 37 et 38).

2° Par l'absence complète de sclérenchyme;

3° Par la taille plus petite de toutes les cellules, sauf celles de l'écorce;

4° Par une grande réduction du nombre et de la taille des vaisseaux du bois. On distingue encore nettement, dans cette portion de gemmule, huit faisceaux libéro-ligneux, mais le nombre des vaisseaux ligneux de chacun d'eux est beaucoup plus faible que dans la tige des témoins au même niveau. De plus, le diamètre de ces vaisseaux est à peine plus grand que celui des vaisseaux libériens.

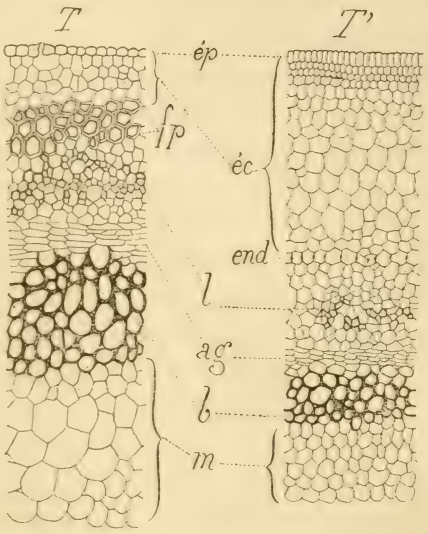


Fig. 37 et 38. — *Faba vulgaris* (var. *major*). — Coupe transversale de la tige principale un peu au-dessus de l'insertion des cotylédons. — T, chez le témoin; T', chez un échantillon sectionné du troisième lot (un cotylédon enlevé, gemmule sectionnée) et du même âge : *ép*, épiderme; *éc*, écorce; *end*, endoderme; *fp*, fibres péricycliques; *l*, liber; *ag*, assise génératrice; *b*, bois; *m*, moelle (gr. 200).

L'assise génératrice était peu différenciée. Les cloisonnements des cellules libériennes se sont effectués dans toutes les directions. Pourtant, les deux faisceaux situés dans l'écorce ont, à peu près, la même importance que chez les

témoins. Leur bois est aussi abondant et il est séparé du liber par une assise génératrice plus nette que dans les faisceaux de l'anneau libéro-ligneux.

3° Par la présence d'un endoderme beaucoup plus développé que chez les témoins.

En résumé, cette portion de gemmule restée au-dessous de la section est, au point de vue anatomique, comparable à la gemmule de l'embryon d'un témoin et non à la tige du témoin considérée au-dessous de sa première feuille.

Quatrième lot : Les deux cotylédons restant en place, la gemmule a été supprimée au-dessus de l'insertion des cotylédons. — La gemmule, ayant été simplement altérée à son sommet par le scalpel, s'est développée légèrement. Elle portait à son extrémité terminale une feuille écailleuse unique à trois lobes tout à fait inégaux et dont la forme ne rappelait que très vaguement celle des feuilles séminales des témoins. Presque au même niveau et sur une génératrice opposée, sur l'axe principal était née une feuille unifoliolée dépourvue à la fois de stipules et d'organe impair. Le limbe de cette première feuille normale était d'ailleurs beaucoup plus petit que celui des premières feuilles des témoins (27 millimètres au lieu de 45). A l'aisselle de chaque cotylédon était né un rameau peu développé. L'un de ces rameaux portait à son sommet une feuille unifoliolée à côté d'un petit rudiment de foliole. Cette feuille était à sa base munie d'une paire de stipules normales non dentées.

L'autre rameau portait deux feuilles bifoliolées et bistipulées, et les stipules du premier nœud étaient très inégales.

Conclusions concernant les expériences du troisième lot et du quatrième lot. — En résumé, chez le *Faba vulgaris* (var. *major*) le sectionnement de la gemmule au-dessus de l'insertion des cotylédons a eu pour résultats :

1° De provoquer la naissance de rameaux axillaires cotylédonaires, qui, normalement, ne se développent que très rarement chez les témoins. Ces rameaux ont remplacé la

tige, mais leur développement a toujours été beaucoup plus faible que la tige des témoins. Le nombre des feuilles lui-même a été, dans tous les cas, beaucoup moindre.

2° De déterminer dans la forme, le mode d'insertion et les dimensions des différentes parties de l'appareil végétatif, des anomalies caractéristiques qu'on ne constate jamais chez les témoins.

3° De réduire notablement le système vasculaire et de provoquer parfois dans la disposition des éléments conducteurs de la sève des irrégularités très nettes.

Enfin en aucun cas la gemmule n'a été régénérée non plus que les feuilles séminales.

D'ailleurs, les organes sur lesquels la réduction est minima sont précisément les stipules, et nous avons remarqué, d'autre part, que les faisceaux externes à l'anneau libéro-ligneux qui les alimentent, sont aussi ceux dont l'importance est peu atténuée par la mutilation.

5° Lupinus Crukshanksii.

Premier lot : Témoins. — Trois semaines après le semis, la hauteur totale d'un échantillon moyen était de 125 millimètres. L'axe hypocotylé avait une hauteur de 50 millimètres. Les deux cotylédons, très vigoureux, s'étaient largement accrus. Ils étaient charnus, d'un vert foncé, sans trace apparente de nervation, et leurs dimensions communes étaient de 24×20 millimètres. Au-dessus, la tige portait quatre feuilles.

La première feuille, séparée du nœud cotylédonaire par un entre-nœud de 15 millimètres, était pentafoliolée et stipulée. Son pétiole avait 25 millimètres de longueur et sa foliole la plus longue 22×6 millimètres.

Le deuxième entre-nœud avait 9 millimètres de longueur. La deuxième feuille portait sept folioles en éventail presque égales. Les deux latérales étant un peu plus réduites. La plus longue des sept, située au milieu des

autres, avait 30 × 7 millimètres et le pétiole commun avait 24 millimètres.

La troisième feuille, séparée de la précédente par un entre-nœud de 10 millimètres, portait neuf folioles moins développées que celles de la feuille précédente, et la plus longue n'avait que 13 × 3 millimètres.

Enfin, la quatrième feuille était également pourvue de neuf folioles. Au-dessus, on remarquait le bourgeon terminal.

En résumé, le nombre des folioles, toujours impair, suit une progression arithmétique dont la raison est 2. De plus, dans chaque feuille, la foliole médiane est généralement la plus grande et la longueur des folioles voisines est graduellement de plus en plus petite jusqu'aux folioles latérales. Ces folioles sont ainsi disposées symétriquement en éventail.

Deuxième lot : Un cotylédon enlevé. Gemmule intacte. — Les échantillons mutilés peuvent être ramenés à deux formes principales : l'une que j'appellerai A, l'autre B.

1° *Étude de la forme A*. — La plante, portant deux feuilles seulement, avait 50 millimètres de hauteur (témoin : 125 millimètres). L'axe hypocotylé avait 20 millimètres seulement de longueur. Le cotylédon resté s'était accru, mais l'ablation de l'autre cotylédon avait exercé une certaine influence sur son développement. Ses dimensions, en effet, n'étaient que 20 × 13 millimètres. Son aspect était souffreteux. Cela tient à ce que chez le *L. Crukshanksii*, les cotylédons, étant pourvus d'un appareil assimilateur assez important (palissades ventrales, lacunes dorsales), s'accroissent après la germination comme une feuille normale. L'ablation d'un cotylédon a donc restreint, dans une assez grande proportion, le phénomène de l'assimilation et, par suite, l'accroissement des diverses parties de la plante.

La première feuille, séparée des cotylédons par un entre-nœud de 12 millimètres (témoin : 15 millimètres), portait quatre folioles seulement et le pétiole avait 20 millimètres

(témoin : 25 millimètres). De ces quatre folioles, l'une était plus grande que les autres et ses dimensions étaient de 14×4 millimètres, la plus petite mesurait au contraire 5×2 millimètres.

Le deuxième entre-nœud avait 5 millimètres de longueur. La deuxième feuille avait cinq folioles très inégales, la plus grande mesurait 8×2 millimètres, la plus petite 4×1 millimètres. De plus, il n'y avait pas gradation entre les dimensions des folioles voisines. La feuille n'était donc pas symétrique comme chez les témoins.

Au-dessus se trouvait le bourgeon terminal très grêle.

2° *Étude de la forme B.* — L'exemplaire B ne portait aussi que deux feuilles, et le nombre des folioles de chacune d'elles était le même que chez le témoin, mais ces folioles étaient caractérisées par des inégalités encore plus frappantes que dans l'échantillon A.

Ainsi la première feuille à pétiole grêle de 8 millimètres de longueur présentait cinq folioles, dont les longueurs étaient respectivement : 12, 8, 9, 3 et 6 millimètres, à partir d'une foliole latérale.

La deuxième feuille, ayant un pétiole de 10 millimètres, portait sept folioles placées en éventail, ayant successivement, à partir d'une des folioles latérales ; 4, 2, 7, 14, 2, 8, 5 millimètres : une foliole très longue pouvant être placée à côté soit d'une feuille de taille moyenne, soit d'une autre très réduite. La dissymétrie était donc très nette.

Conclusions. — L'ablation d'un cotylédon de *L. Crukshanksii* a eu pour résultats :

1° De réduire d'une façon notable les dimensions des différentes parties de l'appareil végétatif ;

2° De déterminer des irrégularités frappantes dans la disposition et les dimensions des organes foliaires ;

3° De diminuer le nombre des feuilles et de leurs folioles.

Troisième lot : Un cotylédon enlevé, gemmule supprimée au-dessus de l'insertion des cotylédons. — La hauteur de la

plante au-dessus du sol était, trois semaines après le semis, de 63 millimètres. L'axe hypocotylé n'avait que 18 millimètres (témoin : 50 millimètres).

La première feuille, séparée des cotylédons par une longueur de 10 millimètres, avait un pétiole de 15 millimètres de longueur. Elle portait quatre folioles inégales dont la plus grande avait 16×4 millimètres. Au voisinage immédiat de l'insertion des folioles sur le pétiole, on constatait la présence de deux petits prolongements filiformes, ayant à peine un demi-millimètre, qui n'étaient que des folioles avortées.

La deuxième feuille, à pétiole très grêle, de 10 millimètres de longueur, portait six folioles inégales dont la plus grande avait 8×2 millimètres. Au-dessus de cette deuxième feuille était situé un bourgeon terminal à peine visible.

Conclusions. — Identiques à celles du deuxième lot.

Quatrième lot : Les deux cotylédons restant en place, gemmule sectionnée au-dessus de l'insertion des cotylédons. — Les sections pratiquées de l'extérieur de la graine sont assez délicates, en ce sens qu'on ne peut jamais affirmer — surtout quand l'embryon est courbé — à quel endroit précis la gemmule a été coupée. Dans le plus grand nombre des exemplaires expérimentés, la tigelle avait été simplement endommagée par la pointe du scalpel. Pourtant, cette seule lésion a suffi pour troubler le développement de la plante, et c'est à ce titre que je crois devoir donner les résultats obtenus sur un échantillon de taille moyenne choisi dans le semis.

Des deux cotylédons, l'un seulement s'était développé à peu près normalement. L'autre s'accrut à peine.

La hauteur totale de cet échantillon était de 100 millimètres au-dessus du sol et celle de l'axe hypocotylé — au bout de trois semaines de végétation — était de 35 millimètres.

La première feuille portait cinq folioles, dont trois surtout, situées dans la région médiane, étaient plus développées que les autres. La plus grande de ces folioles ayant

17 × 4 millimètres, chacune des deux petites, situées latéralement, avait 4 × 2 millimètres.

Quant aux autres feuilles elles présentaient respectivement:

La deuxième, six folioles ;

La troisième et la quatrième, sept folioles.

Je constatai des irrégularités semblables chez tous les exemplaires mutilés de ce lot.

Conclusions. — Les échantillons lésés, semés en même temps et dans les mêmes conditions que les témoins, différaient donc de ces derniers :

1° Par une diminution de la taille des différentes parties (entre-nœuds, pétioles et limbes) ;

2° Par une diminution du nombre des feuilles et des folioles ;

3° Par des inégalités dans la disposition des organes foliaires.

Cinquième lot : Deux cotylédons enlevés. Gemmule plantée seule. Aucune levée.

6° Robinia Pseudacacia.

La graine étant assez petite je n'ai pu réussir que les expériences du deuxième lot.

Premier lot : Exemplaires témoins. — Un mois après le semis, la hauteur totale d'un échantillon moyen était de 65 millimètres (fig. 39). L'axe hypocotylé avait 25 millimètres de longueur. Les cotylédons d'un vert foncé, légèrement pétiolés, étaient pourvus d'un limbe épais de 20 × 11 millimètres. Le premier entre-nœud, immédiatement au-dessus des cotylédons, avait 7 millimètres de longueur et le suivant, 6 millimètres. Ce témoin portait trois feuilles. La première était unifoliolée. Le pétiole, de 10 millimètres de longueur, était pourvu d'un limbe plus large que long de 16 × 18 millimètres et légèrement échancré au sommet de la nervure médiane.

La deuxième feuille, étant trifoliolée, avait une longueur

totale de 34 millimètres. La foliole impaire orbiculaire avait 14 × 15 millimètres. Les folioles latérales égales et plus allongées que la foliole impaire mesuraient 12 × 7 millimètres.

La troisième feuille était pentafoliolée mais n'était pas, à cette date, complètement développée. Sa longueur était alors de 18 millimètres.

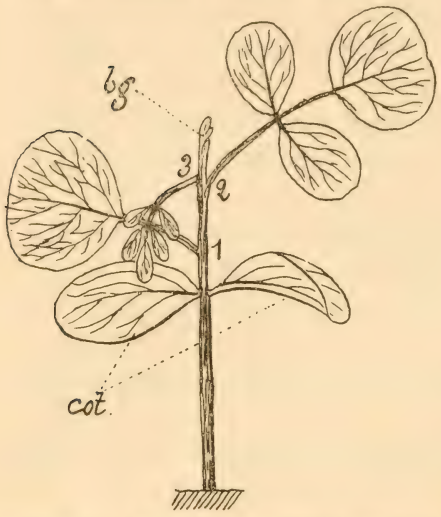


Fig. 39. — *Robinia Pseudacacia* (témoin de trente jours). — *cot*, cotylédons ; *bg*, bourgeon terminal (gr. nat.).

Au-dessus était le bourgeon terminal.

Je crois devoir ajouter que dans des observations antérieures, j'ai constaté que la première feuille, étant constamment unifoliolée, les deux suivantes étaient trifoliolées et les deux suivantes pentafoliolées. Ainsi le nombre des folioles suit généralement une progression arithmétique dont la raison est 2.

Deuxième lot : Un cotylédon enlevé, gemmule intacte. — Un mois après le semis, les exemplaires mutilés pouvaient être ramenés à deux formes distinctes. Chez les uns (première forme, A), la première feuille était avortée, mais il était né sur la tige deux feuilles trifoliolées. Chez les autres (deuxième forme, B) les deux premières feuilles étaient unifoliolées.

Étude de la première forme (A). — Le cotylédon resté s'était péniblement développé. Ses dimensions étaient 11 × 6 millimètres (témoin : 20 × 11 millimètres).

L'axe hypocotylé avait 17 millimètres de longueur. La hauteur totale de la plante était 20 millimètres (témoin : 65 millimètres) (fig. 40).

La première feuille, séparée des cotylédons par un court

entre-nœud, de 2 millimètres à peine, était réduite à un petit prolongement filiforme de 1 millimètre de longueur.

La deuxième feuille, distante de 3 millimètres de la précédente, était trifoliolée. Son pétiole avait 4 millimètres de longueur, et la longueur totale de cette feuille était de 10 millimètres (témoin : 34 millimètres). La foliole impaire, légèrement plus développée que les deux latérales, mesurait seulement 4 × 3 millimètres (témoin : 14 × 13 millimètres).

La troisième feuille trifoliolée, située presque immédiatement au-dessus de la seconde, n'avait que 8 millimètres de longueur (témoin : 18 millimètres) et sa foliole impaire mesurait 3 × 2 millimètres. Les deux autres étaient plus petites.

Étude de la deuxième forme (B). — L'axe hypocotylé avait 16 millimètres au-dessus du sol. La hauteur totale était de 31 millimètres (témoin : 65 millimètres) (fig. 41).

La première feuille unifoliolée, très échancrée au sommet et à limbe élargi (9 × 6 millimètres), présentait plus de ressemblance avec la première feuille unifoliolée d'une plante du genre *Trifolium* qu'avec la première feuille d'un *Robinia*. Elle était séparée du nœud cotylédonaire par un très court entre-nœud de 5 millimètres de long.

La seconde également unifoliolée était très rudimentaire.

Au-dessus d'elle était le bourgeon terminal très faible.

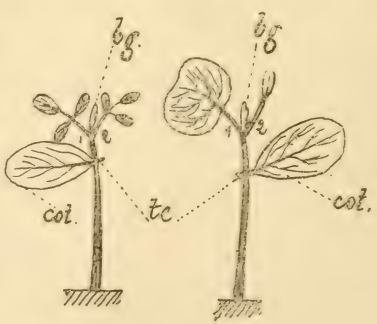


Fig. 40 et 41. — *Robinia Pseudacacia* (2e lot : un cotylédon enlevé, gemmule sectionnée; exemplaire de trente jours); à gauche ex. A, à droite ex. B. — *cot*, cotylédon resté; *tc*, trace du cotylédon enlevé; *bg*, bourgeon terminal (gr. nat.). (La 1re feuille avortée de la figure 40 n'est pas représentée.)

Conclusions. — L'ablation d'un cotylédon du *Robinia Pseudacacia* a eu pour résultats :

1° De diminuer considérablement la taille des différentes parties de l'appareil végétatif (entre-nœuds, pétioles, limbes);

2° De réduire le nombre des feuilles et des folioles, la seconde feuille trifoliolée, par exemple, étant remplacée par une feuille trifoliolée plus petite ou bien étant absente; la troisième feuille pentafoliolée remplacée par une feuille trifoliolée ou même unifoliolée.

7° Pisum sativum.

Premier lot : Échantillon témoin. — La morphologie externe du *P. sativum* est trop connue pour que je la décrive

Fig. 42. — *Pisum sativum* (témoin de quinze jours). — *fs*, feuille séminale; *cot*, cotylédon resté; *bg*, bourgeon terminal (1/2 gr. nat.).

longuement. Je rappellerai simplement que les deux premières feuilles séminales sont, comme chez toutes les Viciées à cotylédons hypogés, sessiles et tridentées. Elles

portent à leur aisselle des rameaux courts et souvent pas développés (fig. 42). Les feuilles suivantes sont bifoliolées. Le limbe des folioles de la première paire est souvent circulaire, tous les suivants sont très peu échancrés au sommet. Entre les deux folioles de chaque feuille se trouve une vrille qui, d'abord courte et simple dans les feuilles de base, est aux feuilles suivantes beaucoup plus longue et bi- ou trifurquée. Les stipules de dimensions presque égales à celles des folioles sont toutes plus ou moins dressées, sensiblement elliptiques et la courbe du contour de l'extrémité terminale est de plus petit rayon que celle de la partie basilaire (fig. 42).

Fig. 43. — *Pisum sativum* (2e lot : échantillon A ; un cotylédon enlevé, gemmule intacte). Plante de quinze jours. — *fs*, feuille séminale ; *cot*, cotylédon resté ; *bg*, bourgeon terminal ; *rx*, rameau axillaire ; *sti*, stipule ; *fo*, foliole (1/2 gr. nat.).

Deuxième lot : Un cotylédon enlevé avant le semis, gemmule intacte. — Quinze jours après le semis, la hauteur totale des échantillons mutilés (fig. 43) variait entre 35 et 85 millimètres (témoins : 250 millimètres).

Les deux premières feuilles séminales (*fs*) étaient tridentées comme chez les témoins, mais plus petites. Les rameaux axillaires des feuilles séminales étaient, comme chez les témoins, peu développés. Les premières feuilles pétiolées caulinaires, jusqu'à la troisième généralement, étaient unifoliolées. Quelques exemplaires possédaient une ou deux feuilles bifoliolées, mais l'une des deux folioles toujours beaucoup plus petite que l'autre était parfois excessivement réduite. Ce phénomène constitue certainement un acheminement vers le stade unifoliolé. La forme des limbes foliaires était toujours irrégulière. Les uns étaient ovales, d'autres rectangulaires (3e feuille à partir de la base, fig. 43). Parfois aussi, ils étaient obtus au sommet (4e feuille, fig. 43), ou bien, le limbe foliaire, échancré plus ou

moins profondément à son extrémité terminale rappelait par son contour les folioles cordiformes des plantes du genre *Vicia*.

Les limbes stipulaires étaient aussi irréguliers dans leur forme. Généralement, l'une des deux stipules était ou complètement avortée ou beaucoup plus petite que l'autre. Parmi ces stipules, on ne distinguait pas moins de trois formes principales : ovalaire, circulaire ou demi-sagittée. Parfois, enfin, les stipules d'un nœud s'étaient seules développées et cet avortement complet de la feuille donnait à

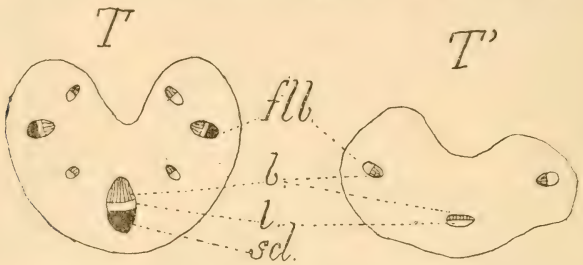


Fig. 44 et 45. — *Pisum sativum*. — Coupe transversale schématique du pétiole de la première feuille pétiolée de la tige. — T, chez le témoin ; T', chez un exemplaire mutilé du deuxième lot ; *flb*, faisceau libéro-ligneux ; *scl*, sclérenchyme *b*, bois ; *l*, liber (gr. 25).

l'ensemble une disposition analogue à celle d'une feuille du *Lathyrus Aphaca*.

Les vrilles étaient soit très réduites, soit absentes.

Enfin, à partir du quatrième nœud généralement, les limbes foliaires et stipulaires, quoique réduits, se rapprochaient beaucoup par leur forme et leur constance des organes homologues des témoins.

Anatomie. — Les différences anatomiques que présentent les échantillons mutilés avec les témoins sont nombreuses. Je les résumerai brièvement comme il suit :

1° Réduction considérable du système vasculaire. Vaisseaux libériens ou ligneux plus petits ou moins nombreux. Ainsi, le pétiole de la première feuille bifoliolée des témoins renfermait sept faisceaux dont trois très développés (fig. 44). Chez les échantillons mutilés, les trois faisceaux principaux seuls étaient restés (fig. 45).

Dans la tige, le cylindre central était chez les témoins disposé en un anneau libéro-ligneux puissant et continu (fig. 46, T), tandis que chez les échantillons mutilés, il était constam-

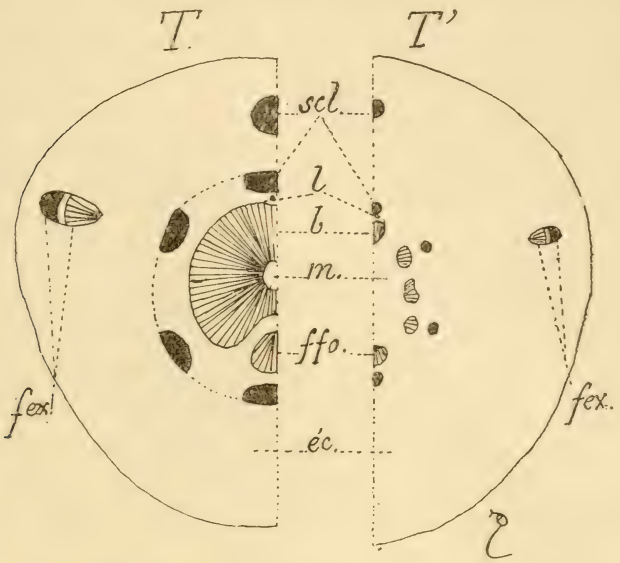


Fig. 46 et 47. — *Pisum sativum*. — Comparaison de la structure de la tige dans le premier entre-nœud au-dessus des cotylédons. — T, chez le témoin; T', chez une plante mutilée du deuxième lot. — *b*, bois; *l*, liber; *scl*, sclérenchyme; *m*, moelle; *fex*, faisceau externe; *éc*, écorce; *ffo*, faisceau foliaire se rendant à la première feuille séminale (gr. 200).

ment discontinu et peu développé (fig. 47, T'). Enfin, les vaisseaux du bois, beaucoup plus petits que chez les témoins, avaient un diamètre à peine supérieur à celui des vaisseaux libériens et l'assise génératrice interposée était très faible ;

2° Écorce de la tige beaucoup plus développée que chez les témoins (fig. 46 et 47) ;

3° Cellules épidermiques irrégulières et plus petites que celles de l'épiderme des témoins ;

4° Sclérenchyme et oxalate très réduits et le plus souvent nuls.

5° L'avortement de l'une des stipules aux premiers nœuds était généralement corrélatif de la soudure du pétiole correspondant avec la stipule non individualisée (fig. 48).

L'organe légèrement aplati résultant de cette soudure, morphologiquement analogue à un pétiole, dont il différait pourtant par la forme, était donc un organe intermédiaire entre la stipule et le pétiole. L'une de ses marges, en effet, était par la disposition de ses vaisseaux comparable à un limbe stipulaire (*rgl*, fig. 48). L'autre, au contraire, était pourvue d'un faisceau marginal orienté dans un plan perpendiculaire à celui du faisceau médian. Cette région était donc comparable à un pétiole (*rgp*, fig. 48). D'autre part, l'avortement des folioles était corrélatif de la faiblesse des faisceaux foliaires à ce niveau.

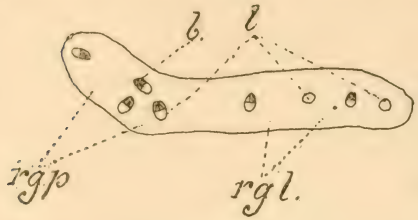


Fig. 48. — *Pisum sativum* (2e lot : un cotylédon enlevé, gemmule intacte. — *rgp*, région homologue d'un pétiole ; *rgl*, région homologue d'un limbe ; *b*, bois ; *l*, liber (gr. 25).

Il faut remarquer que même à partir du quatrième nœud, c'est-à-dire à un niveau auquel les différences morpholo-

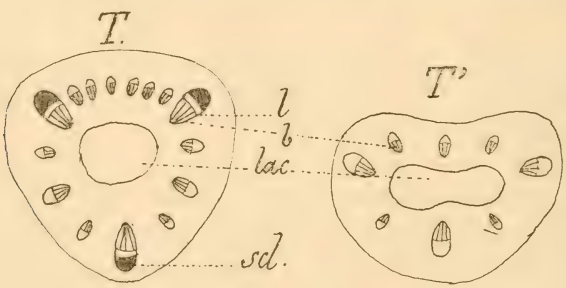


Fig. 49 et 50. — *Pisum sativum*. — Coupe transversale schématisée du pétiole de la quatrième feuille de la tige. — T, chez un témoin ; T', chez un exemplaire mutilé du deuxième lot ; *b*, bois ; *l*, liber ; *scl*, sclérenchyme ; *lac*, lacune centrale (gr. 25).

giques entre les échantillons mutilés et les témoins paraissaient s'atténuer, les irrégularités signalées plus haut étaient encore assez accusées. Le système vasculaire était toujours très réduit, et l'assise génératrice peu active. Ainsi, tandis que le pétiole de la quatrième feuille des témoins (fig. 49, T) possédait régulièrement trois grands faisceaux et douze

petits disposés en cycle fermé, le pétiole homologue de l'échantillon mutilé n'en avait que trois grands et cinq petits (fig. 50, T').

Conclusions. — L'ablation, avant le semis, d'un cotylédon du *Pisum sativum* a eu pour résultats :

1° De réduire la taille de toutes les parties de l'appareil végétatif ;

2° De réduire, au moins à la base de la tige, le nombre des folioles des feuilles, et de forcer la plante à passer par un stade unifoliolé ;

3° De provoquer sur la tige principale la naissance de folioles plus nettement cordiformes que chez les témoins ;

4° De déterminer — surtout à la base de la plante — des irrégularités très nettes d'ordre morphologique et anatomique dans le développement des organes foliaires ;

5° De supprimer presque complètement le développement des vrilles ;

6° De réduire considérablement le développement de l'appareil vasculaire et du tissu de soutien et de provoquer un accroissement de l'écorce de la tige.

Troisième lot : Un cotylédon enlevé. Gemmule supprimée au-dessus de l'insertion des cotylédons. — Deux semaines après le semis, il était né de chaque côté de la portion de gemmule restée un rameau cotylédonaire non ramifié, dirigé verticalement. Les variations de forme de l'appareil végétatif étant très nombreuses et toutes intéressantes, je me bornerai à la description de deux types principaux que j'avais dans mes semis appelés exemplaires A et D.

La présence de rameaux cotylédonaires est assez rare dans le genre *Pisum*. J'en ai obtenu un dans mes semis que j'ai appelé témoin R. Le rameau cotylédonaire de ce témoin R était d'ailleurs dépourvu de ramification. C'est donc à lui que je comparerai les diverses parties des rameaux cotylédonaires des échantillons mutilés A et D.

1° Exemplaire A.

Morphologie. — La partie basilaire de la gemmule restée au-dessous de la section avait simplement accru son diamètre. La gemmule n'a donc pas été régénérée, mais remplacée par deux rameaux cotylédonaires *non ramifiés* (fig. 51).

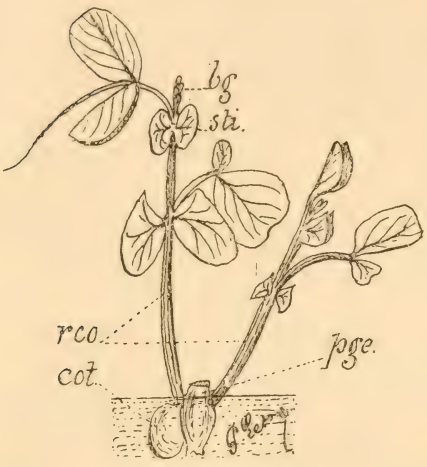


Fig. 51. — *Pisum sativum* (3e lot : échantillon A ; un cotylédon enlevé, gemmule sectionnée). — *bg*, bourgeon ; *sti*, stipule ; *rco*, rameau cotylédonaire ; *pge*, portion de gemmule restée (1/2 gr. nat.).

Chacun de ces deux rameaux portait à cette date deux feuilles bifoliolées et bistipulées, mais la forme, la dimension et la structure des pétioles et des limbes foliaires étaient extrêmement variées, comme le montre le tableau suivant :

	1° *Rameau cotylédonaire, sorti le premier.*	2° *Rameau cotylédonaire, sorti le second.*
1re feuille.	Longueur du rameau, 45mm.	Longueur du rameau, 35mm.
	Stipules obtuses à l'extrémité supérieure, arrondies à l'extrémité basilaire et à insertion très courte.	Stipules lancéolées analogues à celles de *Vicia sativa*, et à insertion longue.
	Limbe stipulaire, 11 × 6mm.	Limbe stipulaire, 4 × 2mm.
	Une foliole cordiforme, 11 × 10mm, et une fol. orbiculaire, 4 × 2,5mm.	Une foliole rectangulaire, 10 × 5mm, et une foliole cordiforme, 3 × 2mm.
	Pas d'organe impair.	Un petit organe impair.
2e feuille.	Stipules allongées et inégales : L'une obtuse, 7 × 2,5mm ; l'autre arrondie.	Stipules toutes deux arrondies, et égales 5 × 3mm.
	Deux folioles égales de 13 × 6mm.	Deux folioles égales à peine épanouies.
	Une vrille de 15mm.	Un organe impair de 2mm.

Chez le témoin R, portant un rameau cotylédonaire,

également non ramifié, celui-ci était toujours très réduit et les bourgeons de ce rameau se sont à peine épanouis. Néanmoins je n'ai jamais constaté, soit sur ce rameau, soit sur la tige principale des témoins des variations de forme aussi considérables que celles qui sont spécifiées dans le tableau qui précède.

Anatomie. — Les deux rameaux cotylédonaires de l'échantillon mutilé A différaient seulement par leur diamètre, mais avaient tous deux la même structure. Je résume dans le tableau suivant les résultats de la comparaison des rameaux cotylédonaires de l'échantillon mutilé A et du témoin R.

Rameau cotylédonaire. (Témoin R.)	*Rameaux cotylédonaires de l'échantillon mutilé A.*
Sclérenchyme net, oxalate rare.	Sclérenchyme et oxalate nuls.
Assise génératrice, liber et bois en anneau discontinu.	Assise génératrice, liber et bois en anneau discontinu.
Six faisceaux libéro-ligneux peu puissants mais très nets ; quatre d'entre eux sont plus forts, savoir : deux situés en face les colonnes longitudinales de sclérenchyme derrière lesquelles sortent toujours les faisceaux foliaires. Les deux autres sont situés en face les faisceaux externes, à l'anneau libéro-ligneux.	Faisceaux réduits à quelques vaisseaux ligneux formant des petits massifs qu'on ne peut assimiler à des faisceaux proprement dits à cause de leur faiblesse et de leur dissémination. Plusieurs d'entre eux n'ont qu'un seul vaisseau ligneux. Les deux plus forts en ont une quinzaine de petits et sont situés en face de deux petits massifs de cellules à parois cellulosiques remplaçant les deux colonnes longitudinales de sclérenchyme.
Les feuilles n'étant pas épanouies, je prendrai comme terme de comparaison les feuilles de la tige du témoin A :	Feuilles développées.
Pétiole de la 1re feuille pétiolée du témoin A. Sept faisceaux dont trois plus gros.	Pétiole de la 1re feuille. 3 faisceaux dont un médian beaucoup plus gros et deux latéraux très inégaux.
Sclérenchyme net au dos des faisceaux.	Sclérenchyme nul.
Feuille à limbe symétrique.	Feuille à limbe fortement asymétrique.
Deux assises palissadiques hautes.	Une seule assise de palissades basses.
Lacunes très nettes (fig. 52).	Lacunes à peine différenciées (fig. 53).
Limbes stipulaires différenciés en palissades et lacunes.	Stipules constituées par un tissu homogène et indifférencié.

Conclusions. — En résumé, l'ablation avant le semis d'un

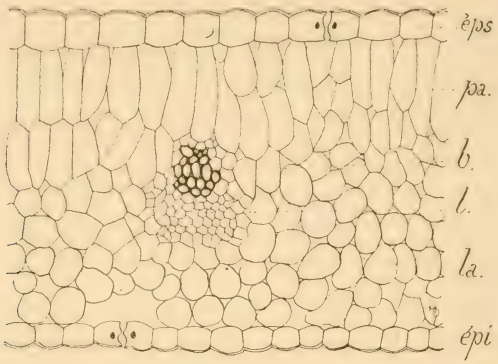


Fig. 52. — *Pisum sativum* (témoin). — Coupe transversale du limbe de la première feuille pétiolée au niveau d'une petite nervure. — *éps*, épiderme ventral; *épi*, épiderme dorsal; *pa*, palissades; *la*, lacunes; *b*, bois; *l*, liber (gr. 200).

cotylédon et de la gemmule du *Pisum sativum* ont eu pour résultats :

1° De provoquer la naissance de rameaux cotylédonaires *non ramifiés* qui existent très rarement chez les témoins;

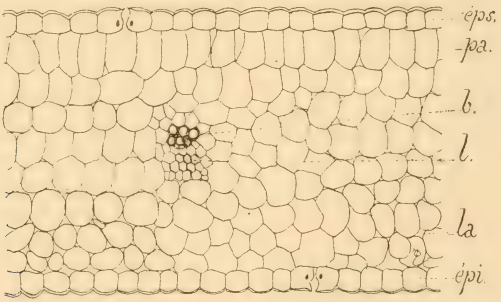


Fig. 53. — *Pisum sativum* (3e lot : échantillon A; un cotylédon enlevé, gemmule sectionnée). — Coupe transversale du limbe de la première feuille pétiolée au niveau d'une petite nervure. — *éps*, épiderme ventral; *épi*, épiderme dorsal; *pa*, palissade; *la*, lacune; *b*, bois; *l*, liber; *st*, stomate (gr. 200).

2° De réduire notablement la taille des différentes parties de l'appareil végétatif;

3° De supprimer presque complètement le développement des vrilles;

4° De provoquer dans la tige, les pétioles et les limbes

foliaires ou stipulaires des irrégularités concernant la taille, relative, la forme et la structure des différentes parties ;

5° De réduire l'appareil vasculaire.

2° Exemplaire D.

Morphologie. — Cet échantillon présentait une particularité remarquable (fig. 54). La gemmule sectionnée conserva dans le sol une position horizontale. Soit par suite d'une action mécanique extérieure, soit par suite de la faiblesse de la plante mutilée, le géotropisme de la radicule fut négatif. Elle se souleva légèrement et émergea, le sommet en l'air, au-dessus de la surface du sol. Deux radicelles à géotropisme positif naquirent alors à la face inférieure de cet organe redressé et remplacèrent la racine principale en se développant dans le sol.

Or, entre ces racines de remplacement et le nœud cotylédonaire, c'est-à-dire sur *l'axe hypocotylé*, il naquit un rameau latéral de remplacement de la tige orienté de bas en haut.

A un centimètre de sa base, ce rameau, que j'appellerai β, portait une feuille engainante de 4 millimètres de longueur, analogue par sa forme et par sa position à une feuille écailleuse (*1re f*, fig. 54). Au point de vue morphologique, elle différait d'une feuille séminale, en ce que la dent médiane, ayant avorté, était remplacée par une légère échancrure, ce qui donnait à cette feuille l'aspect d'un organe bilobé et au point de vue anatomique par des considérations que je ferai valoir plus loin.

A l'aisselle de cette feuille d'aspect écailleux, un fort rameau, que j'appelle α, s'était développé verticalement et avait pris rapidement des dimensions plus grandes et un développement plus accentué que le rameau β lui-même. L'anatomie nous fera connaître la cause de cette anomalie.

A quelques millimètres au-dessus de ce premier nœud, le rameau β, déjeté de côté, portait une seconde feuille bien développée, sessile, à deux lobes très nets, épais, arrondis, de taille inégale et sans trace de nervation extérieure (2e *f*, fig. 54). Ces deux lobes soudés à la base étaient séparés au sommet par une échancrure assez profonde et le plus grand avait 9 × 6 millimètres. A l'aisselle de cette seconde feuille s'était développé un petit rameau BK fig. 54) déjeté latéralement, portant à son sommet deux petites folioles arrondies, inégales, sans trace de différenciation externe et constituées par un parenchyme indifférencié de cellules sphériques.

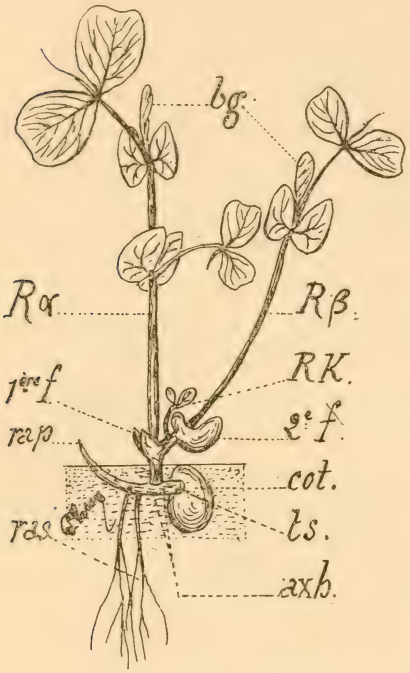


Fig. 54. — *Pisum sativum* (3e lot : échantillon D). — *bg*, bourgeon terminal ; Rα, rameau α ; Rβ, rameau β : RK, rameau K : *1re f*, *2e f*, première et deuxième feuilles du rameau β ; *cot*, cotylédon resté ; *axh* axe hypocotylé ; *ts*, trace de la section ; *rap*, racine primaire ; *ras*, racines de remplacement (1/2 gr. nat.).

Au-dessus de cette feuille bilobée était née une feuille bifoliolée, bistipulée de forme presque normale et séparée de la précédente par un long entre-nœud de 50 millimètres.

Enfin, sur le rameau α étaient nées deux feuilles bifoliolées, bistipulées à vrilles simples et séparées l'une de l'autre par un assez long entre-nœud. Les limbes foliaires et stipulaires étaient analogues à ceux des feuilles normales. Pourtant, les stipules du premier nœud étaient inégales.

Anatomie. — Les coupes transversales et longitudinales pratiquées à la naissance du rameau β né sur l'axe hypo-

cotylé m'ont montré que les vaisseaux ligneux ou libériens étaient raccordés directement avec ceux de la racine. L'origine de ce rameau est endogène.

Or, ce rameau latéral p n'est comparable ni à une tige, ni à un rameau axillaire de feuille séminale ou de feuille

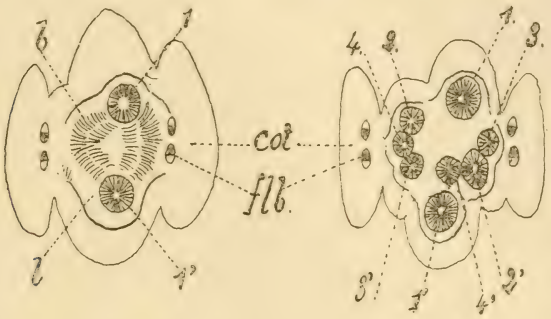


Fig. 55 et 56. — *Lotus purpureus*. — Coupe transversale schématisée, au niveau de l'insertion des cotylédons et donnant deux phases successives du mode d'individualisation des rameaux basilaires. — *cot*, cotylédons ; *flb*, faisceaux libéro-ligneux des cotylédons ; *b*, bois ; *l*, liber ; 1, 1', 2, 2', 3, 3', 4, 4', ordre d'individualisation des huit massifs libéro-ligneux alimentant les rameaux basilaires.

pétiolée, ni à un rameau cotylédonaire. Pour cette raison, je le comparerai à un rameau basilaire d'une plante dont la gemmule *ne se développe normalement pas*, comme un rameau du *Lotus purpureus*, par exemple.

Chez cette plante, on constate la présence de huit rameaux basilaires d'inégale importance disposés en cercle, qu'on pourrait, après un examen superficiel, prendre pour des rameaux cotylédonaires (fig. 55 et 56).

Or, dans tous ces rameaux, les faisceaux libéro-ligneux sont indépendants des faisceaux qui alimentent les cotylédons.

En particulier, ils ne sont pas entraînés derrière les faisceaux se rendant aux cotylédons comme je l'ai constaté chez les plantes pourvues de rameaux cotylédonaires, et même les deux rameaux les plus importants nés les premiers sont placés *en croix* avec les cotylédons. Ces rameaux basilaires ne sont donc pas des rameaux cotylédonaires.

D'ailleurs, le cylindre central, à ce niveau, se fragmente progressivement et totalement en huit parties dont chacune alimente un des rameaux.

Étude du premier nœud. — Or, à la naissance du rameau α de l'exemplaire mutilé de *P. sativum*, le cylindre central de cet échantillon D se divise en deux parties légèrement inégales.

Du côté de l'insertion de la première feuille une très faible partie des éléments vasculaires passe dans celle-ci. Comme dans une feuille séminale, une fraction du cylindre central vient constituer le système vasculaire du rameau axillaire. Or, ici cette dérivation est notablement plus forte que la portion du cylindre central resté dans l'axe principal. C'est pour cette raison que le rameau α a pris un plus grand développement que le rameau β. Chez les témoins, au contraire, le cylindre central n'envoie dans une feuille séminale qu'une portion *extrêmement réduite* de ses éléments vasculaires.

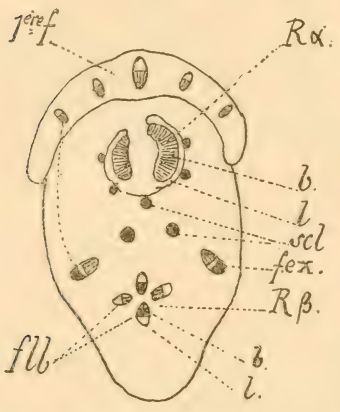


Fig. 37. — *Pisum sativum* (3e lot : exemplaire D). — Stade de division au niveau de la première feuille du rameau latéral α né sur l'axe hypocotylé. — Rα. éléments vasculaires du rameau α ; Rβ. éléments vasculaires du rameau β ; *1re f.* coupe transversale de la première feuille de base du rameau β ; *b.* bois ; *l*, liber ; *scl*, sclérenchyme ; *flb*, faisceau libéro-ligneux.

De sorte que ce mode de division du cylindre central de l'exemplaire D présente une frappante analogie (la naissance de la feuille étant mise de côté) avec le phénomène de division du cylindre central qu'on constate à la base de l'appareil végétatif d'une plante dont la gemmule ne se développe normalement pas, comme le *Lotus purpureus*.

D'ailleurs, en même temps que s'effectue cette division, les deux faisceaux extérieurs à l'anneau libéro-ligneux, dont on remarque la présence dans la tige de toutes les Viciées,

se dédoublent de la même façon qu'au niveau de l'origine des feuilles séminales des témoins, c'est-à-dire qu'une fraction de ce faisceau externe se rend au lobe latéral voisin de la feuille séminale — *sans être remplacé par une dérivation du cylindre central* — et l'autre fraction reste dans l'écorce.

Aussi bien les coupes transversales pratiquées dans cette première feuille montrent qu'elle est exactement constituée comme une feuille écailleuse séminale, savoir : un parenchyme homogène de cellules sphériques indifférenciées et un petit nombre de faisceaux à bois ventral, et liber dorsal (fig. 58).

En résumé, tant par son origine que par sa constitution, la première feuille du rameau latéral β *peut être assimilée à une feuille séminale*. Ce fait très intéressant constitue un phénomène de régression important tel que je n'en ai jamais constaté dans mes nombreuses expériences de sectionnement. *C'est le seul cas dans lequel j'ai obtenu le retour à une forme séminale.*

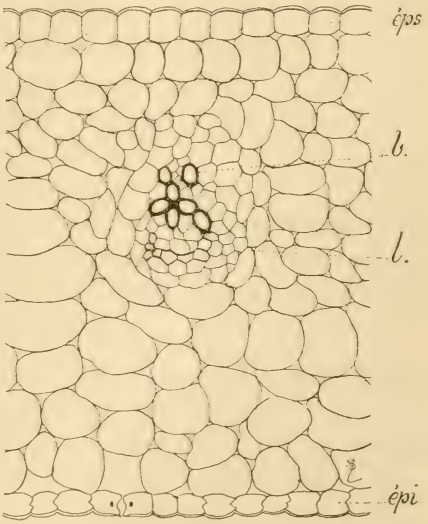


Fig. 58. — *Pisum sativum* (3e lot : exemplaire D). — Coupe transversale du limbe de la première feuille du rameau β né sur l'axe hypocotylé. — *éps*, épiderme ventral ; *épi*, épiderme dorsal ; *b*, bois ; *l*, liber ; *st*, stomate (gr. 200).

De plus, dans mes expériences, les rameaux cotylédonaires nés après la mutilation de l'embryon n'étaient, en aucun cas, pourvus de rameaux secondaires.

Le rameau β né sur l'axe hypocotylé porte au contraire un rameau α plus développé que l'axe principal et il est intéressant de noter que cette ramification s'est effectuée *comme celle*

d'une plantule dont la gemmule normalement ne se développe pas.

Étude du deuxième nœud. — L'origine de la feuille insérée au deuxième nœud du rameau β n'est pas moins instructive (2° *f*, fig. 54).

En effet, une portion très importante de l'anneau libéro-ligneux reste en place pour constituer le cylindre central du rameau β. L'autre portion, plus faible, va alimenter le petit rameau axillaire K en se déplaçant derrière le faisceau foliaire peu important. Quant aux deux faisceaux externes, ils ne se comportent pas tous deux de la même manière. L'un a envoyé simplement une dérivation dans le lobe de cette deuxième feuille le plus rapproché de lui.

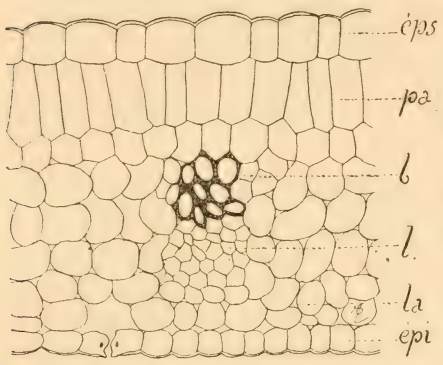


Fig. 59. — *Pisum sativum* (3e lot : exemplaire D). — Coupe transversale du limbe de la deuxième feuille du rameau β (même légende que la figure 58).

C'est exactement par ce même processus que les faisceaux des dents latérales d'une feuille séminale normale se raccordent avec les faisceaux externes de la tige. L'autre faisceau externe s'est dédoublé plus tardivement, mais il a été rapidement renforcé par une dérivation issue directement du cylindre central. C'est aussi par ce même processus que les faisceaux des stipules des feuilles pétiolées normales du *P. sativum* se raccordent avec les faisceaux externes.

Enfin, les coupes transversales du limbe de cette seconde feuille m'ont montré qu'entre les deux épidermes, les cellules du parenchyme ont subi du côté ventral, et pour une seule assise seulement, un commencement de différenciation en palissades et du côté dorsal une différenciation en tissu lacuneux peu évolué (fig. 59).

Par son origine et par sa structure, cette deuxième feuille

est donc nettement *intermédiaire entre une feuille séminale et une feuille pétiolée normale.*

Cet état intermédiaire de la deuxième feuille tient à ce qu'à la régression due à la mutilation de l'embryon, vient se superposer un phénomène d'accélération évolutive (formation de palissades et de lacunes dans une feuille d'aspect écailleux) qui a pour but de mettre le plus rapidement possible la plante en état de s'adapter au milieu. C'est peut-être pour ce même motif que les feuilles situées immédiatement au-dessus des deux premières étaient, chez cet exemplaire mutilé, sensiblement de même forme que celles des échantillons témoins. Elles s'étaient adaptées au milieu.

On peut remarquer, d'autre part, que le nombre de faisceaux de l'anneau libéro-ligneux du *P. sativum* est (au moins à la base) généralement de huit dans la tige, et de six dans les rameaux cotylédonaires. Or, dans le rameau latéral α et dans le rameau axillaire β le nombre des faisceaux s'abaisse à quatre. De plus, les cellules de la moelle et de l'écorce ainsi que les vaisseaux libériens ou ligneux étaient de dimensions plus faibles que chez les témoins.

La structure des autres feuilles des rameaux α ou β était sensiblement la même que celle des témoins, c'est-à-dire que ces feuilles étaient pourvues de palissades ventrales, de lacunes dorsales avec des faisceaux libéro-ligneux orientés normalement.

Conclusions. — En résumé, cet exemplaire D était caractérisé :

1° Par la naissance d'un rameau latéral β inséré sur l'axe hypocotylé.

2° Par la ramification de ce rameau β. A cet égard, il faut remarquer, d'une part, que les rameaux cotylédonaires des échantillons sectionnés ou des témoins ne sont jamais ramifiés et, d'autre part, que le rameau secondaire inséré sur le rameau β était dû simplement à une division de ce rameau β analogue à celle qu'on constate chez les végétaux dont la gemmule normalement ne se développe pas.

3° Par la présence à la base de la plante d'une première feuille tout à fait comparable par sa forme, son origine et sa structure à une feuille séminale et d'une seconde feuille intermédiaire entre une feuille séminale et une feuille normale. Les autres feuilles au contraire étaient normales quoique réduites.

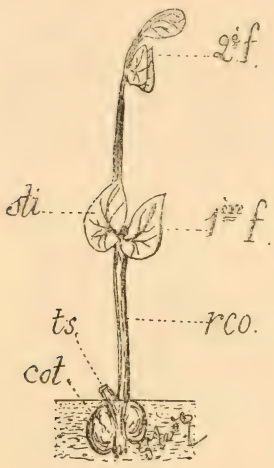


Fig. 60. — *Pisum sativum* (4e lot : deux cotylédons restant en place, gemmule sectionnée de l'extérieur). — *cot*, cotylédons ; *ts*, trace de la section sur la portion de gemmule restée ; *rco*, rameau cotylédonaire ; *1re f*, 1re feuille ; *2e f*, 2e feuille ; *sti*, stipule (1/2 gr. nat.).

4° Par la réduction notable de l'appareil vasculaire portant à la fois sur la taille et sur le nombre des vaisseaux.

5° Par la diminution de la taille des cellules du parenchyme ;

6° Et d'une façon générale par la réduction considérable du nombre des feuilles.

Quatrième lot : Les deux cotylédons restant en place, la gemmule supprimée au-dessus de l'insertion des cotylédons.

Morphologie. — Deux semaines après le semis, la hauteur d'un échantillon moyen était environ le tiers de celle des témoins.

Je décrirai simplement un exemplaire que j'avais, dans mes semis, appelé échantillon *j* (fig. 60).

Il portait un seul rameau cotylédonaire de faible diamètre et non ramifié.

Le premier nœud, séparé des cotylédons par une longueur de 45 millimètres était uniquement pourvu de deux stipules égales, légèrement obtuses au sommet et embrassant le rameau par leur partie basilaire brièvement soudée. Entre ces deux stipules était née une feuille filiforme de 2 millimètres de longueur réduite par suite à un pétiole rudimentaire. Cette disposition, que j'ai d'ailleurs observée plusieurs fois sur les échantillons mutilés du *P. sativum*, rappelle assez bien celle des stipules supérieures du *Lathyrus Aphaca*. Le deuxième

entre-nœud était également très long et la deuxième feuille bifoliolée et bistipulée, normale par sa forme, était néanmoins très réduite. Au-dessus était un faible bourgeon terminal.

Anatomie. — Il m'a semblé intéressant de comparer la structure de la première feuille de l'exemplaire *j*, réduite à ses stipules, à celle d'une feuille supérieure du *L. Aphaca*.

M. Vuillemin a montré que chez le *L. Aphaca* « la portion interne de la stipule » est alimentée par une ramification venue directement du cylindre central. Personnellement, j'ai fait les remarques suivantes qui, au fond, concordent avec celles de M. Vuillemin [39].

Chez le *L. Aphaca*, la sortie des faisceaux qui alimentent les stipules se fait en deux temps, savoir : en partie avant la sortie du faisceau foliaire, en partie pendant cette sortie.

Dans le premier temps, avant la sortie du faisceau foliaire, les stipules sont *exclusivement* alimentées par les deux faisceaux externes à l'anneau libéro-ligneux qui s'y rendent en entier. Dans le deuxième temps, ces faisceaux externes, sortis dans les stipules, sont remplacés par des dérivations issues directement de l'anneau libéro-ligneux qui reprennent dans l'écorce la situation normale des faisceaux externes. En même temps, le faisceau foliaire assez puissant se trifurque. La partie médiane *très réduite* envoie simplement dans la feuille, réduite à un pétiole en vrille, trois petits faisceaux disposés suivant les trois sommets d'un triangle et les *parties latérales du faisceau foliaire* vont alimenter les portions des stipules qui, dans cette région basilaire, entourent étroitement la tige.

Les faisceaux qui se rendent aux stipules ont donc leur origine à la fois sur les faisceaux externes à l'anneau libéro-ligneux et sur le faisceau foliaire issu directement de cet anneau. L'avortement de la feuille et sa réduction en vrille est donc un phénomène corrélatif de la réduction du faisceau foliaire proprement dit.

C'est d'ailleurs une interprétation anatomique analogue qui a été donnée par de Bary [2].

Chez l'exemplaire *j* du *P. sativum*, la sortie de la première feuille s'effectue suivant un processus analogue.

Les trois faisceaux qui se rendent directement à la feuille réduite à une petite vrille sont très faibles. Pourtant au lieu d'être placés dans les coupes transversales aux trois sommets d'un triangle, ils sont disposés de telle sorte que leur axe est parallèle à celui des faisceaux externes. Aussi, le pétiole et les stipules restent soudés à leur base en formant une lame engainante unique et ici encore la réduction extrême du faisceau foliaire trifurqué est corrélative de l'avortement de la feuille.

Il s'ensuit qu'à la base, cette lame unique qui entoure la tige a, au point de vue anatomique, la même valeur que la feuille avortée et les stipules du *L. Aphaca*, puisqu'elle est alimentée partiellement par les faisceaux externes et partiellement par des faisceaux issus directement de l'anneau libéro-ligneux. La seule différence avec le *L. Aphaca*, est que, dans la partie engainante, tous ces faisceaux sont orientés dans le même sens, au lieu d'être disposés aux trois sommets d'un triangle.

Enfin, chez tous les exemplaires mutilés du quatrième lot, le cylindre central était caractérisé par une réduction très grande du système vasculaire (réduction portant à la fois sur le nombre et sur la taille des vaisseaux) et par une diminution très nette des dimensions de toutes les cellules de l'écorce par rapport à celles des rameaux cotylédonaires ou de la tige des témoins.

Conclusions. — En résumé, le sectionnement de la gemmule pratiqué de l'extérieur de la graine du *P. sativum* a eu pour résultats :

1° De déterminer la naissance d'un rameau cotylédonaire très grêle et non ramifié ;

2° De provoquer au premier nœud de ce rameau cotylédonaire l'avortement des feuilles et non des stipules (phénomène comparable à celui qu'on constate chez les feuilles supérieures du *L. Aphaca*) ;

3° De réduire l'appareil vasculaire.

CONCLUSIONS GÉNÉRALES

A. — *Sectionnement des jeunes plantes.*

a. Les sectionnements des tiges de jeunes plantes ont provoqué la naissance de rameaux de remplacement nés dans la partie la plus voisine de la section. Ces rameaux de remplacement portent immédiatement des feuilles ressemblant par leur forme non pas aux feuilles enlevées, mais à celles qui existent normalement aux extrémités de la tige ou des rameaux.

Les formes intermédiaires tendent ainsi à disparaître (genres *Acacia*, *Trifolium*, *Melilotus*, *Galega*, *Onobrychis*, *Vicia*, *Phaseolus*).

b. La blessure se referme toujours par l'intermédiaire d'un tissu de liège cicatriciel, et je n'ai jamais constaté, dans ces expériences, de *régénération directe* : une feuille coupée n'est *jamais* remplacée par une autre feuille née directement sur la blessure; il y a simplement développement de bourgeon latéral. Or, la constitution du bourgeon latéral expectant est très simple : *tissu méristématique*, *faisceaux à peine ébauchés*. C'est pourquoi, soit par suite d'un atavisme lointain, soit à cause de leur faible différenciation, soit aussi à cause de leur grande plasticité, ces bourgeons sont, après le sectionnement, capables de se développer rapidement, en donnant naissance à des organes qui prennent immédiatement la forme la plus favorable au *remplacement effectif* des organes enlevés, c'est-à-dire celle des organes bien adaptés au milieu ambiant.

En résumé, quand une Légumineuse porte des organes foliaires différents qui, au moins dans le jeune âge, coexistent sur un même pied, la forme des feuilles apparaissant sur les rameaux nés après le sectionnement *se rapproche toujours plus, au point de vue morphologique, de la forme des feuilles situées aux extrémités terminales* des ra-

meaux témoins que de celles qui existent à la base de la plante normale. *La forme des feuilles séminales ou de celles qui les suivent immédiatement ne réapparaît jamais par suite des blessures sur les rameaux de remplacement ou sur l'axe principal.*

B. — *Ablation d'un cotylédon.*

Cette opération n'a jamais provoqué la naissance d'organes de remplacement. Elle a simplement retardé le développement du végétal, et la cause initiale de ce retard est la réduction du système vasculaire. Cette réduction est, elle-même, corrélative :

a. D'une diminution très grande de la taille de la plante;

b. D'une réduction du nombre des feuilles ou des folioles et de la suppression plus ou moins complète des vrilles.

C. — *Sectionnement de la gemmule avant le semis.*

Les phénomènes de remplacement anatomique que j'ai mis en évidence ont été absolument nets (par exemple régénération plus ou moins laborieuse des faisceaux externes caractéristiques de la tige des Viciées, par des dérivations sorties irrégulièrement de l'anneau libéro-ligneux) (*Lathyrus Cicera*, *L. Aphaca*, *Cicer arietinum*, *Pisum sativum*). La régénération directe interne a été quelquefois plus accentuée que la régénération externe.

Enfin les feuilles nées sur les rameaux de remplacement se distinguaient des feuilles des témoins par une plus grande simplicité.

1° Elles étaient plus simples dans leur forme (*L. Cicera*, *Faba vulgaris*, *Pisum sativum*, *Cicer arietinum*).

2° Elles étaient plus simples dans leur structure (*Cicer arietinum*, *Pisum sativum*).

3° Ou bien, elles avaient une forme et une structure intermédiaires entre la forme et la structure des feuilles qui existent normalement au niveau de la lésion (feuilles

séminales) et les feuilles pétiolées normales (*L. Cicera*, *Cicer arietinum*, *Pisum sativum*, *Faba vulgaris*). Dans un seul cas (*P. sativum*, 3e lot, exemplaire D), j'ai obtenu le retour à une forme de feuille séminale et cela sur un rameau latéral inséré sur l'axe hypocotylé. Tous ces phénomènes sont d'ordre régressif.

4° D'autre part les feuilles des rameaux de remplacement étaient caractérisées par de *nombreuses irrégularités* d'ordre morphologique ou anatomique (*L. Cicera*, *Cicer arietinum*, *Lupinus Crukshanksii*, *Pisum sativum*).

Il est intéressant de remarquer, en faisant nécessairement abstraction de la taille réduite des différentes parties de l'appareil végétatif, que ces anomalies existaient rarement au-dessus du quatrième nœud du rameau de remplacement. En effet, quand on sectionne la tige d'une plante ou même qu'on la blesse simplement, on en trouble plus ou moins profondément la symétrie initiale. La plante réagit alors énergiquement contre la blessure et cette réaction se manifeste de deux manières principales :

1° Par la production d'un tissu protecteur de liège cicatriciel ou par le développement plus grand du tissu cortical ;

2° Par une tendance très nette à rétablir la symétrie troublée (*Cicer arietinum*, *Faba vulgaris*, *Pisum sativum*).

La régression qui, par suite de la blessure, se manifeste aux premiers nœuds du rameau de remplacement, ne persiste pas longtemps, parce que la plante réagit immédiatement pour en atténuer les effets. Ces deux phénomènes : *régression corrélative de la blessure, accélération évolutive provoquée par la réaction du végétal* viennent ainsi dans la région des premiers nœuds se superposer. C'est pourquoi ces premiers nœuds portent généralement soit *des organes intermédiaires entre les feuilles de base* et les feuilles *situées un peu plus haut sur la tige des témoins*, soit des organes irréguliers par leur forme et leur structure.

C'est cette superposition des deux phénomènes qui,

chez ces plantes très évoluées, masque en quelque sorte le processus de la *régénération directe*.

J'ai observé enfin que les organes de remplacement présentent parfois certaines analogies avec les organes homologues normaux d'espèces de la même famille (*Pisum*, *Robinia*, *Vicia*).

Mes recherches ont été effectuées au laboratoire de biologie végétale de Fontainebleau et au laboratoire de la Sorbonne. Je prie M. Gaston Bonnier, directeur de ces deux laboratoires, de vouloir bien agréer l'expression de ma sincère reconnaissance pour les précieux conseils qu'ils m'a donnés. Je remercie également M. L. Dufour, directeur adjoint du laboratoire de biologie végétale de Fontainebleau, pour l'empressement qu'il a mis à me fournir les renseignements dont j'ai eu besoin.

J'adresse aussi mes sincères remerciements :

A M. Dybowski, directeur de l'École nationale d'agriculture coloniale de Nogent-sur-Marne, qui m'a permis d'effectuer dans les serres du jardin colonial mes expériences sur les Acacias à phyllodes;

A M. Lefebvre, conservateur du secteur est des promenades parisiennes, directeur de l'École d'arboriculture de Saint-Mandé, et à M. L. Tillier, professeur-directeur des études de cet établissement, qui ont mis gracieusement à ma disposition le terrain nécessaire à mes cultures de Légumineuses indigènes.

Je tiens également à remercier M. Nouvelon, jardinier chef de cette école, qui a bien voulu surveiller mes cultures avec un soin remarquable, et M. L. Poirault, directeur de la villa Thuret au cap d'Antibes qui m'a fait parvenir de précieux échantillons d'Acacias à phyllodes.

BIBLIOGRAPHIE

1. Abigail Camp Dimon, Experiments on Cutting off Parts of the cotyledons of Pea and Nasturtium Seeds. *Biological Bulletin*, vol. II, n° 5, 1901.
2. De Bary, Vergleichende Anatomie der Vegetationsorganen der Pflanzenreich. Leipzig, 1887.
3. Beijerink, Over regeneratie. *Nederlandsch kruidkundig Archief*, 1886.
4. Bertrand, Théorie du faisceau. *Bull. scient. du département du Nord*, 2e série, 3e A., 1880.
5. Boirivant, Sur les organes de remplacement chez les plantes, 1898.
6. Gaston Bonnier, Les plantes de la région alpine et leurs rapports avec le climat. *C. R. Acad. des Sc.*, 1890.
7. — Cultures expérimentales dans les hautes altitudes. *C. R. Acad. des Sc.*, 1890.
8. Clos, Des organes intermédiaires entre la racine et la feuille. *Ac. de Toulouse*, 8e série, t. IV, 1882.
9. E. Gain, Sur la germination des graines de Légumineuses habitées par des bruches. *C. R. Acad. des Sc.*, 1897.
10. A. Giard, Sur la transformation du *Biota orientalis* en *Retinospora*. *Bull. scient.*, 1886.
11. K. Goebel, Organographie der Pflanzen. Iena, 1898.
12. — Ueber Regeneration im Pflanzenreich. *Biol. Centralbl.*, Bd XXII, août 1902.
13. — Ueber die Jugendzustände der Pflanzen. Flora, 1889.
14. — Morphologische und biologische Bemerkungen. Weitere Studien ueber Regeneration. Flora, Bd XCII, Heft I, 1902.
15. Griffon, Sur l'influence des gelées printanières sur la végétation. *R. G. de Bot.*, 1897.
16. Guignard, Embryologie des Légumineuses. *Ann. des Sc. nat.*, 6e série, t. XII, 1881.
17. Hildebrandt, Ueber die Jugendstände solcher Pflanzen welche in Alter von vegetativen Charakter ihrer Verwandte abweichen. Flora, 1875.
18. Kaufholz, Beitrage zur Morphologie der Keimpflanzen. *Rostock*, 1888.
19. Kny, Ueber künstliche Verdoppelung des Leitbündelkreises im Stamme der Dicotyledonen. *Bot. Zeit.*, 1877.
20. Kronfeld, Ueber die Beziehungen der Nebenblätter zu ihrem Hauptblatte. *Sitz. der k. k. Zool. bot. Gesell*, in Wien, 1887.
21. P. Ledoux, Anatomie comparée des organes foliaires chez les Acacias. *C. R. Acad. des Sc.*, 18 mars 1901.
22. — Sur la régénération expérimentale des organes foliaires chez les Acacias phyllodiques. *Assoc. franç. pour l'avanc. des Sc.* Congrès d'Ajaccio, 1901.

23. P. Ledoux, Sur l'aplatissement des organes du *Lathyrus Ochrus*. *Assoc. franç. pour l'avanc. des Sc.* Montauban, 1902.
24. — Sur le développement du *Cicer arietinum* après des sectionnements de l'embryon. *C. R. Acad. des Sc.*, 9 mars 1903.
25. — Sur la naissance d'un rameau latéral inséré sur l'axe hypocotylé après des sectionnements de l'embryon. *C. R. Acad. des Sc.*, 25 mai 1903.
26. Lopriore, Vorläufige Mitteilungen ueber die Regeneration gespaltenenen Stammspitzen. *Ber. d. d. bot. Ges.*, 1895.
27. Lothelier, Recherches anatomiques sur les épines et les aiguillons des plantes, 1888.
28. J. Massart, La récapitulation et l'innovation en embryologie végétale.
29. — La cicatrisation chez les Végétaux, 1898.
30. Moquin-Tandon, Éléments de tératologie, 1841.
31. De Morière, *Bull. de la Soc. linn. de Normandie*, 1867.
32. Morgan. Regeneration (*Londres et Macmillan*), 1901.
33. Penzig, Pflanzenteratologie, 1890.
34. G. de Saint-Pierre, Iconographie des anomalies végétales, 1856.
35. Pischinger. Ueber Bau und Regeneration des Assimilationsapparate von Streptocarpus. *Sitz. Ber. der kön. kais. Akad. d. Wiss. in Wien*, April 1902.
36. Schilbersky, Künstlich hervorgerufene Bildung Gefässbundel bei Dicotyledonen. *Ber. d. d. bot. Ges.*, Bd X, 1892.
37. Van Tieghem, Recherches physiologiques sur la germination. *Ann. Sc. de l'Éc. N^le^*, t. II, p. 13, 1873.
38. — Observations sur la structure de l'embryon de quelques Légumineuses. *Ann. Sc. nat.*, 6^e^ série, t. I.
39. P. Vuillemin, La subordination des caractères de la feuille dans le Phylum des *Anthyllis*, 1892.
40. De Wildeman. Sur la réparation de quelques Algues, 1901.
41. U. Winkler, Ueber die Regeneration der Blattspreite bei einigen Cyclamen-Arten. *Ber. d. d. bot. Ges.*, Bd XX. Berlin, 1902.
42. Wöchting. Die Regeneration der Marchantieen. *Jahrb. für Wiss. Bot.* Bd XVI, 1885.
43. Hugo de Vries, Die Mutationstheorie. Leipzig, 1901.

TABLE DES MATIÈRES

Pages.

CHAPITRE PREMIER. — **Introduction** 279

CHAPITRE II. — **Historique** 283

CHAPITRE III. — A. **Sectionnement des plantules de Mimosées.** 293

§ 1. Exemplaires de l'année 294

§ 2. Exemplaires de deux ans coupés sur la pousse de première année 298

§ 3. Exemplaires de deux ans coupés sur la pousse de deuxième année 301

B. **Sectionnement des plantules de Papilionacées indigènes** 301

Étude du genre *Trifolium* 302

— *Medicago* 303

— *Melilotus* 304

— *Lupinus* 305

— *Galega* 306

— *Onobrychis* 307

— *Vicia* 308

— *Phaseolus* 309

CHAPITRE IV. — **Sectionnement des embryons avant le semis** ... 315

§ 1. *Lathyrus Cicera* 315

§ 2. *L. Aphaca* 335

§ 3. *Cicer arietinum* 339

§ 4. *Faba vulgaris* (var. *major*) 354

§ 5. *Lupinus Cruckshanksii* 365

§ 6. *Robinia Pseudacacia* 369

§ 7. *Pisum sativum* 372

CHAPITRE V. — **Conclusions générales** 391

BIBLIOGRAPHIE 395

TABLE DES MATIÈRES

CONTENUES DANS CE VOLUME

Nouvelles observations sur les Ochnacées, par M. Ph. Van Tieghem.. 1
Influence de l'air sec et de l'air humide sur la forme et la structure des végétaux, par M. Ph. Eberhardt..... 61
Sur les Columelliacées, par M. Ph. Van Tieghem..... 155
Recherches sur le mode de formation des tubes criblés dans la racine des Cryptogames vasculaires et des Gymnospermes, par M. G. Chauveaud..... 165
Essais sur la régénération expérimentale des feuilles chez les Légumineuses, par M. P. Ledoux..... 279

TABLE DES PLANCHES

ET FIGURES DANS LE TEXTE CONTENUES DANS CE VOLUME

Planche I. — Influence de l'air sec et de l'air humide sur la structure des plantes.
Planches II à IX. — Formation des tubes criblés dans la racine des Cryptogames vasculaires et des Gymnospermes.
Figures dans le texte 1 à 17. — Influence de l'air sec et de l'air humide sur la forme des plantes.
Figures dans le texte 1 à 60. — Régénération expérimentale des feuilles chez les Légumineuses.

TABLE DES ARTICLES

PAR NOMS D'AUTEURS

Chauveaud (G.). — Recherches sur le mode de formation des tubes criblés dans la racine des Cryptogames vasculaires et des Gymnospermes..... 165

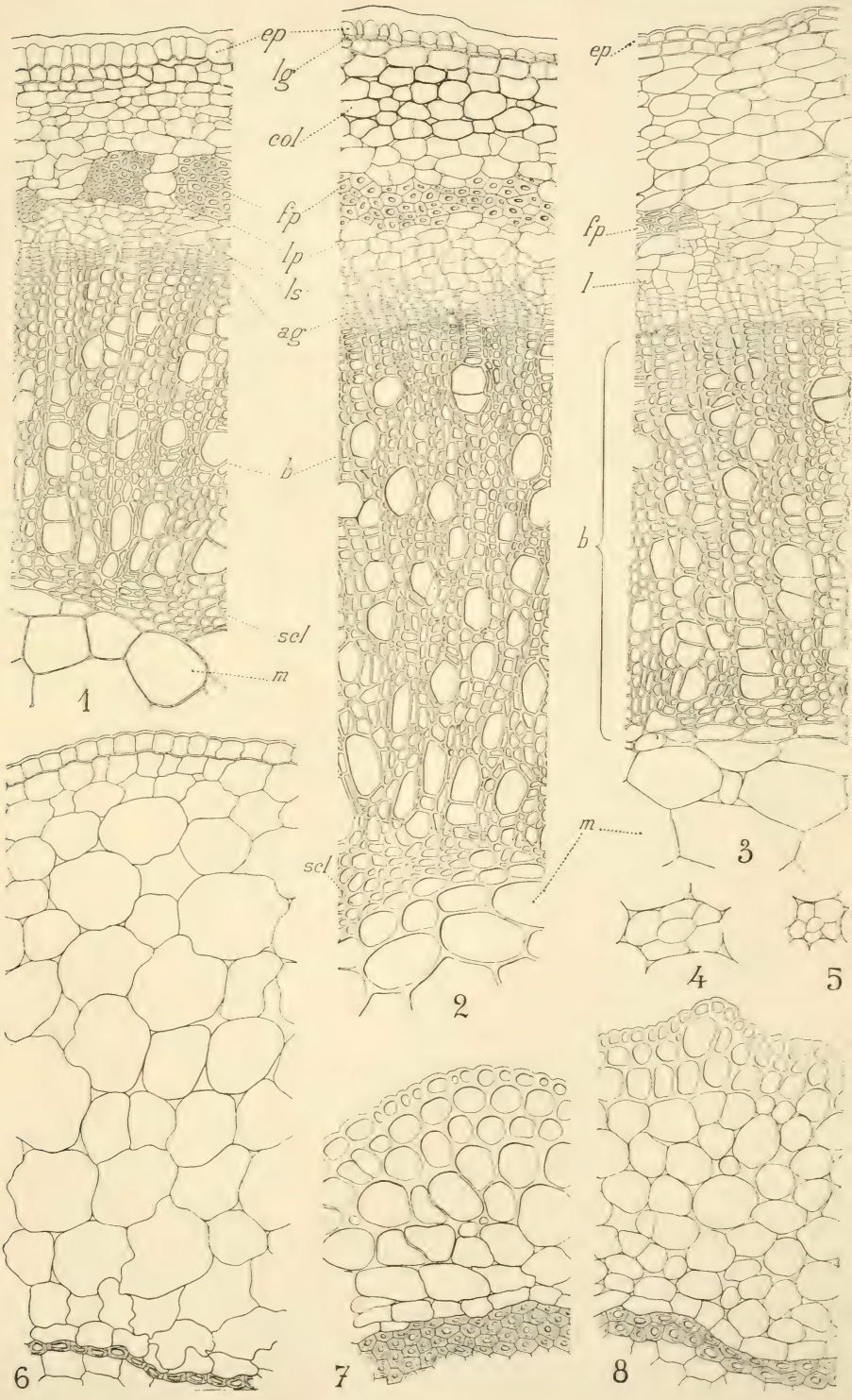
Eberhardt (Ph.). — Influence de l'air sec et de l'air humide sur la forme et la structure des végétaux..... 61

Ledoux (P.). — Essais sur la régénération expérimentale des feuilles chez les Légumineuses..... 279

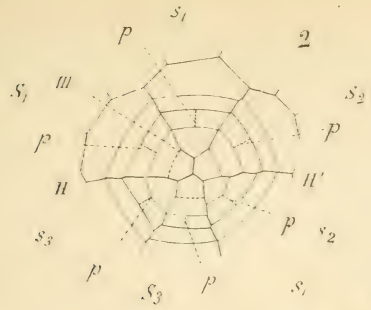
Tieghem (Ph. Van). — Nouvelles recherches sur les Ochnacées..... 1

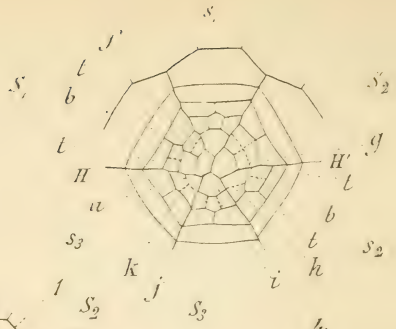
Tieghem (Ph. Van). — Sur les Columelliacées..... 133

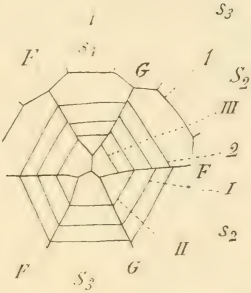
Corbeil. Imprimerie Ed. Crété.

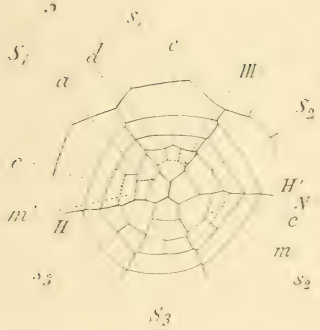


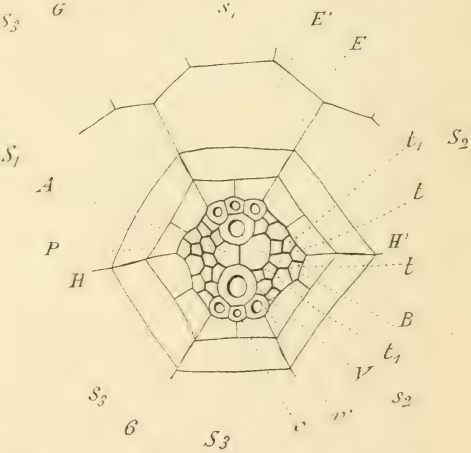
Ph. Eberhardt del. et sc.

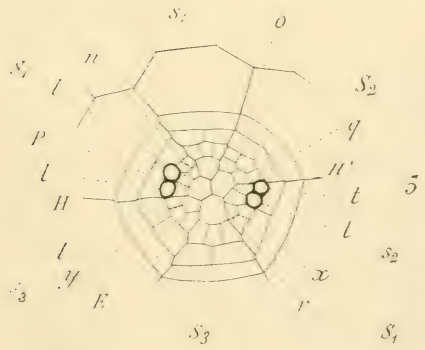

2
p
III
H
H'
p
p
p
p
p
p
S1
S2
S3

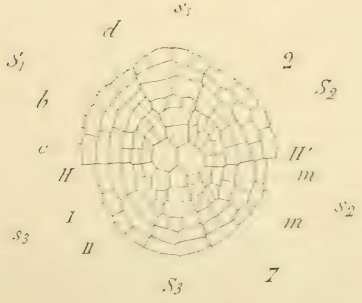

4
J'
t
b
t
H
H'
t
g
b
t
h
k
j
i
S1
S2
S3

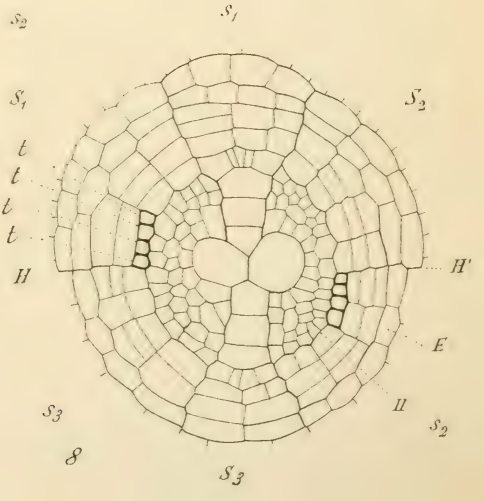

F'
G
1
III
2
G
F
I
F
G
H
S1
S2
S3

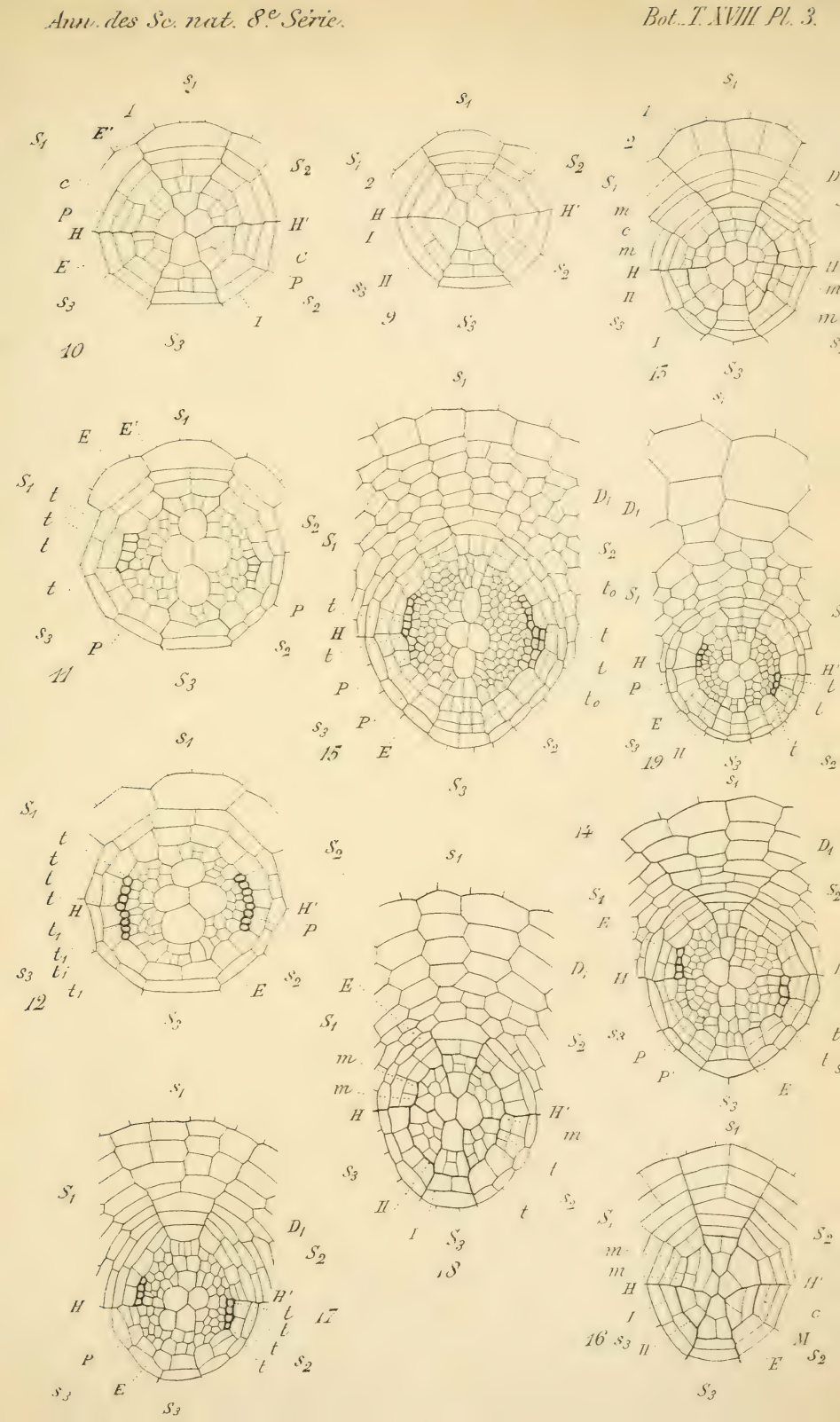

5
d
c
a
III
H'
V
c
m'
H
m
S1
S2
S3

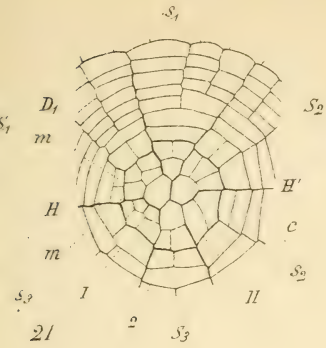

E'
E
t1
t
H'
t
B
t1
V
A
P
H
6
S1
S2
S3


O
n
l
q
p
l
H'
t
H
l
l
x
E
5
S1
S2
S3

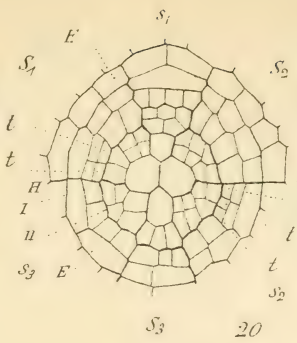

d
2
b
c
H
H'
m
I
m
II
7
S1
S2
S3


t
t
t
t
H
H'
E
II
8
S1
S2
S3

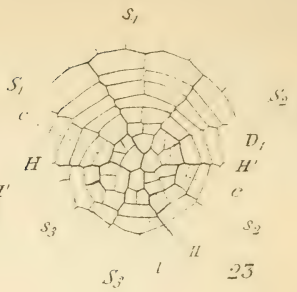

10
9
15
11
15
19
12
18
17
16


S1
D1
m
H
m
S2
H'
c
S2
I
II
S3
2
S3

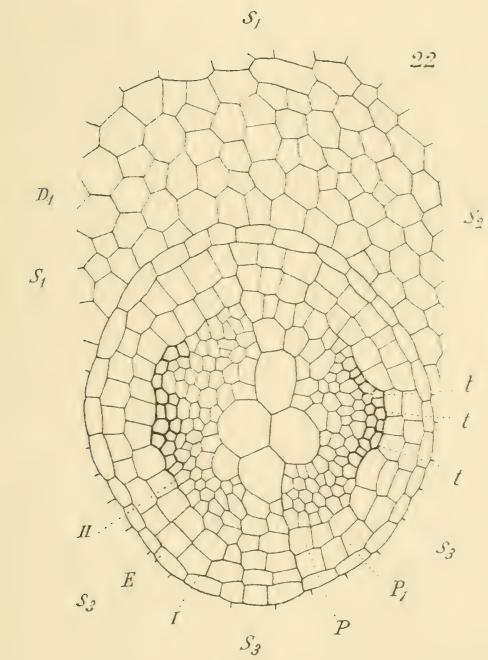
21

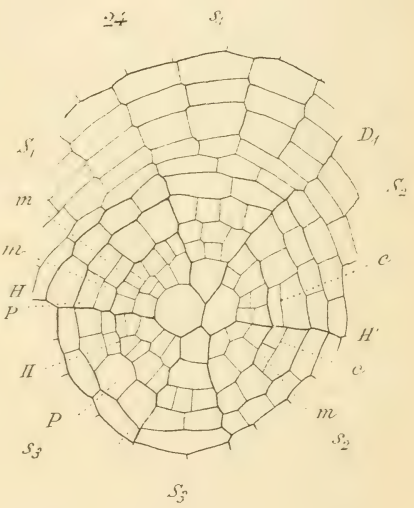

S1
E
S1
S2
t
t
H
I
II
H'
t
t
S3
E
S2
S3

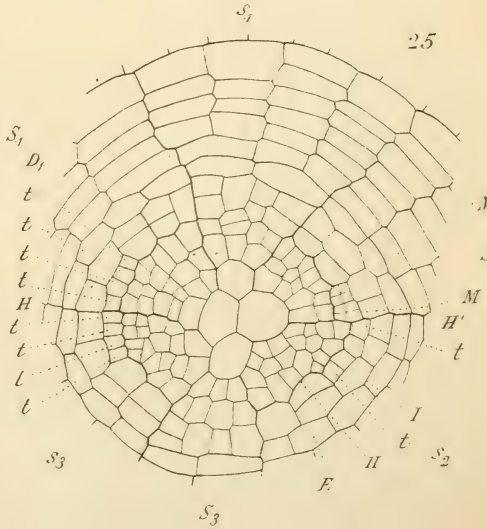
20

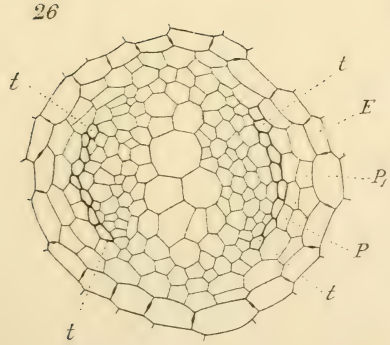

S1
S1
S2
c
D1
H
H'
c
S3
S2
II
t
S3

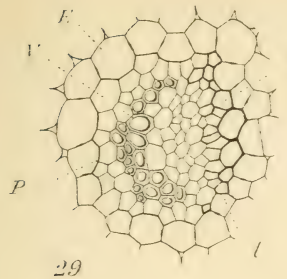
23


S1
22
D1
S2
S1
t
t
t
II
S3
E
P1
S3
I
P
S3

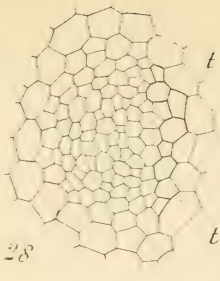

24
S1
S1
D1
m
S2
m
c
H
P
H'
II
c
P
m
S3
S2
S3


S1
25
S1
D1
t
t
t
t
H
t
t
l
t
M
S2
M
H'
t
I
t
S2
S3
II
E
S3

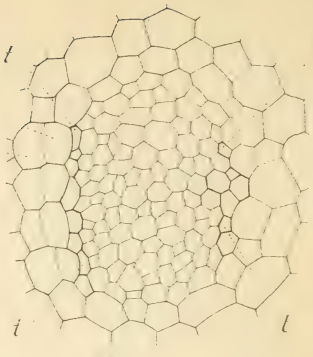

26
t
t
E
P1
P
t
t
t



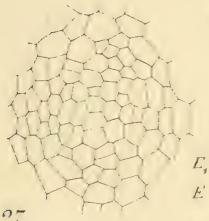
29

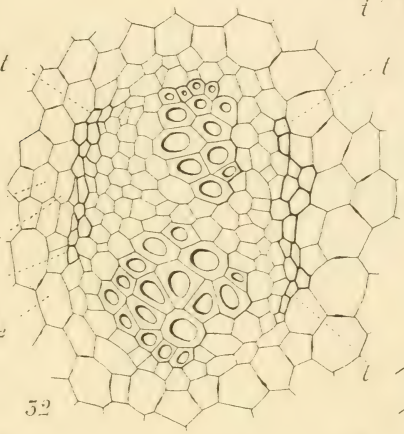


28

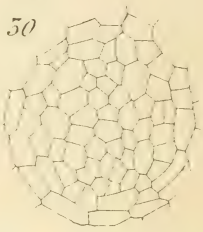


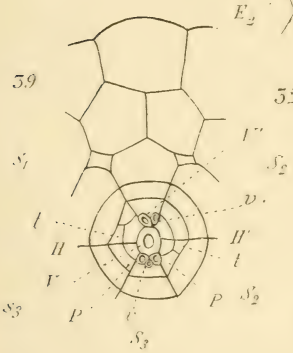
31

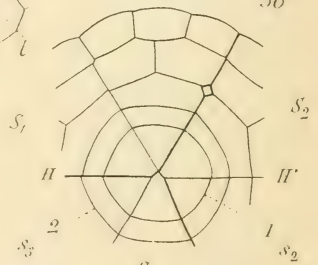

27

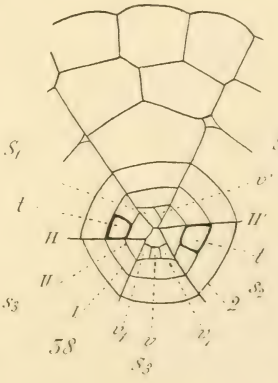


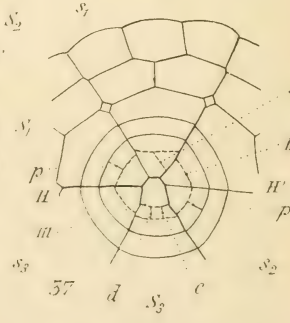
32

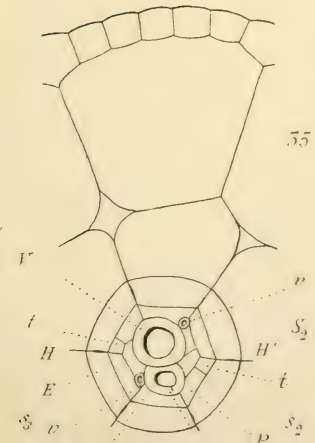

30

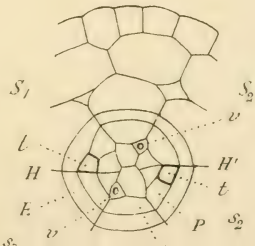


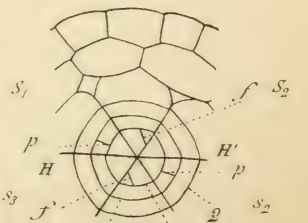


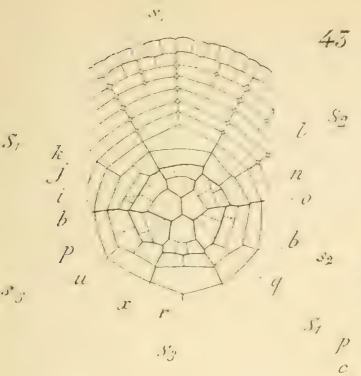


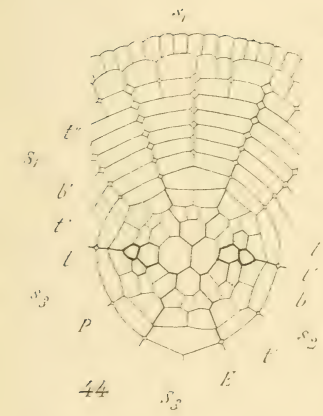


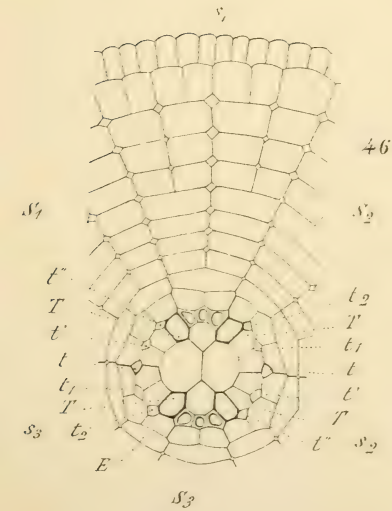


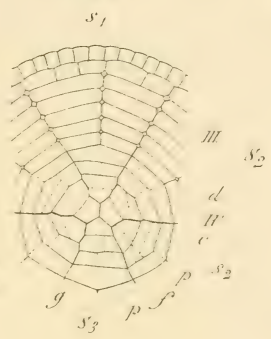


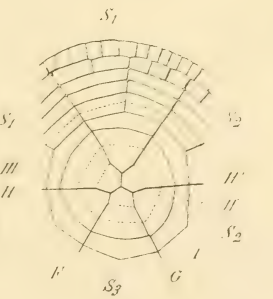


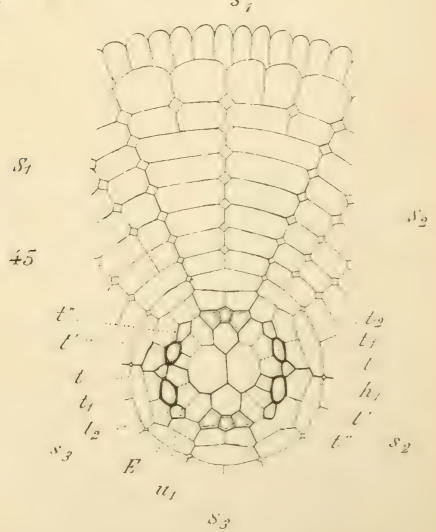

45
S_1
S_2
S_3

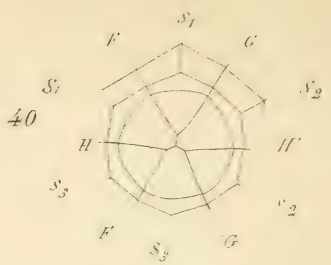

44
S_1
S_2
S_3

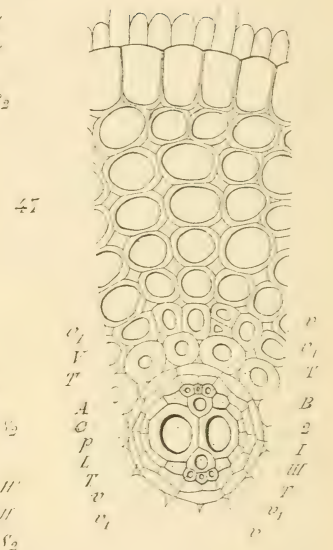

46
S_1
S_2
S_3

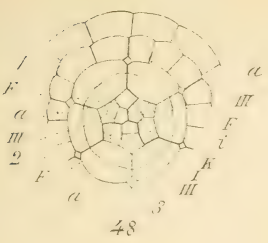

42
S_1
S_2
S_3


41
S_1
S_2
S_3

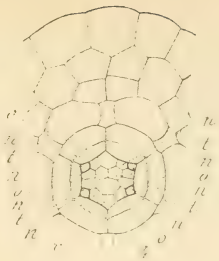

45
S_1
S_2
S_3


40
S_1
S_2
S_3

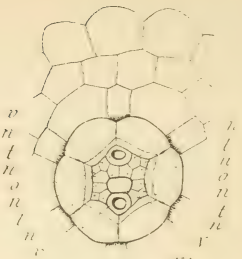

47



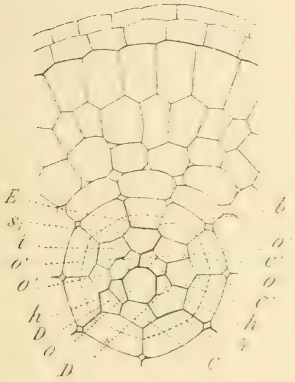
48



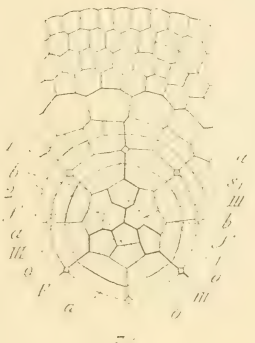
49



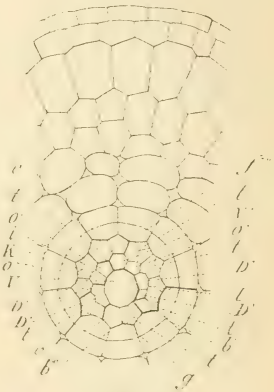
50



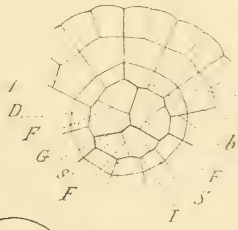
52



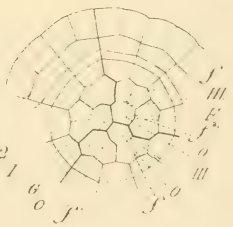
51



53

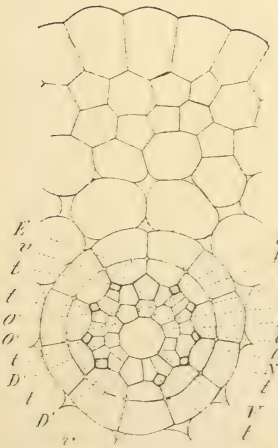


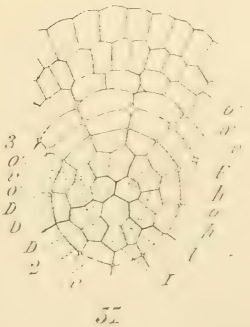
55



56

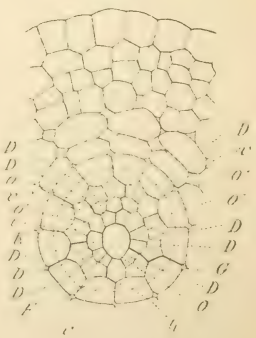
54

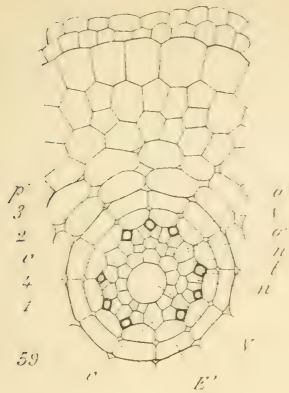


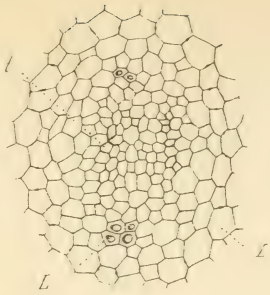


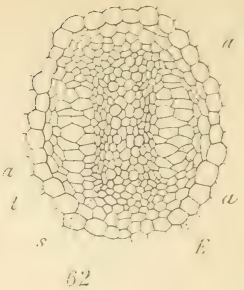
57

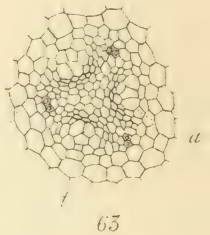
58

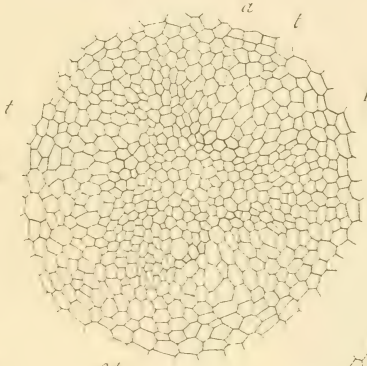


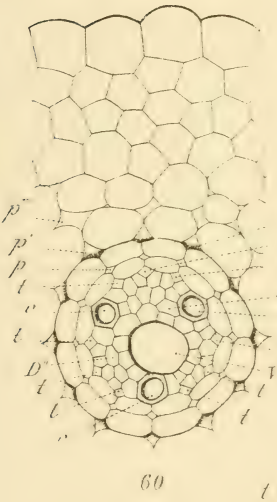

59

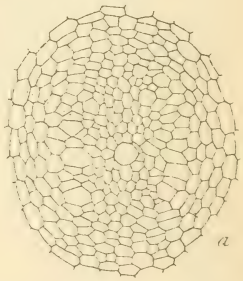

61

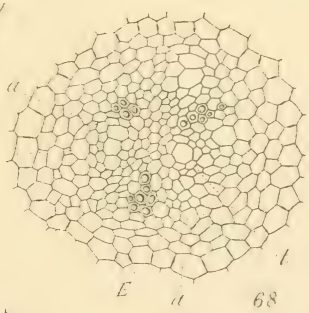

62

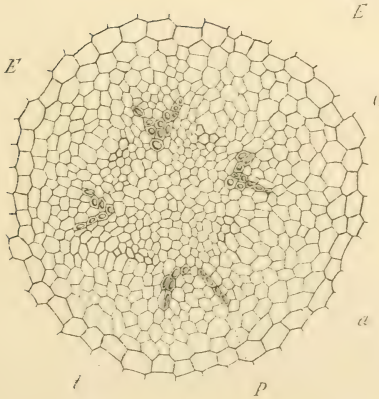

63

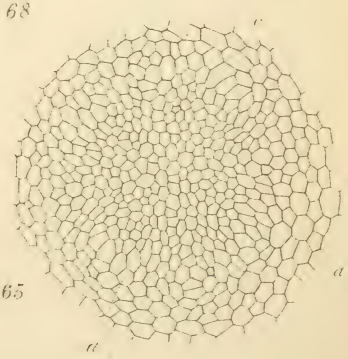

64

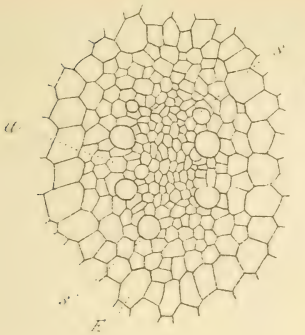

60

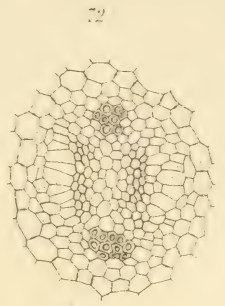

67

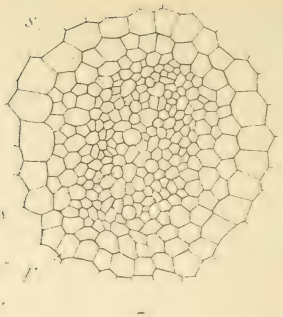

68

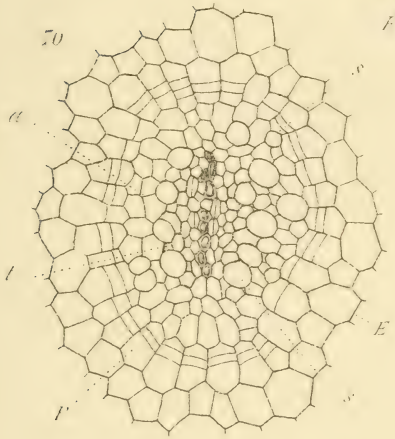

66

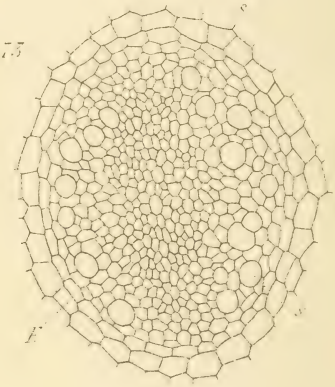

65

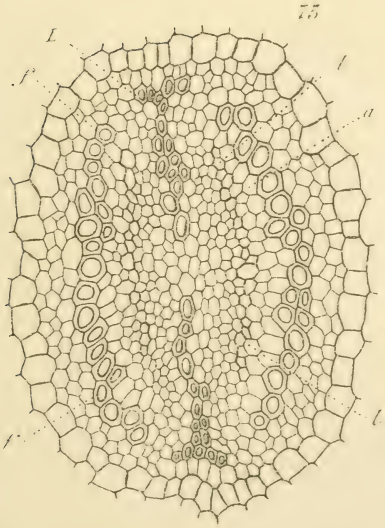

69
a
s
s'
E

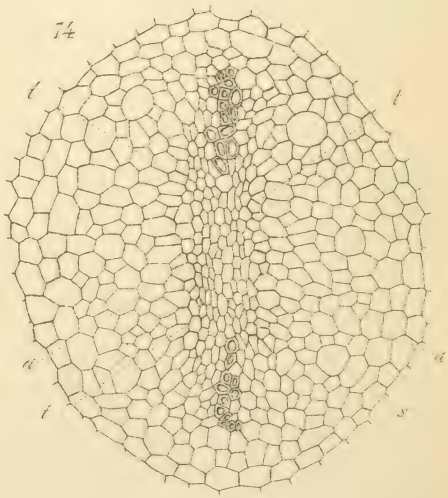

72
a
a'
F


s
a'
F
71


70
a
l
s
E
F
s


73
s
F
s


75
L
F
l
a
f
l


74
l
l
a'
a
l
s

MASSON ET Cie, ÉDITEURS

LIBRAIRES DE L'ACADÉMIE DE MÉDECINE — 120, BOULEVARD SAINT-GERMAIN, PARIS (VIe).

MATÉRIAUX POUR L'HISTOIRE DE L'HOMME
REVUE D'ANTHROPOLOGIE — REVUE D'ETHNOGRAPHIE

RÉUNIS

L'ANTHROPOLOGIE

Paraissant tous les deux mois

RÉDACTEURS EN CHEF

MM. BOULE — VERNEAU

PRINCIPAUX COLLABORATEURS

MM. D'ACY — BOULE — CARTAILHAC — COLLIGNON — DENIKER — HAMY
LALOY — MONTANO — Mis DE NADAILLAC — PIETTE — SALOMON REINACH
PRINCE ROLAND BONAPARTE — TOPINARD — VERNEAU — VOLKOV

14e ANNÉE

Un an : Paris, 25 fr. — Départements, 27 fr. — Union postale, 28 fr.

UN NUMÉRO : 5 FRANCS

L'**Anthropologie** paraît depuis janvier 1890.

A cette époque, les Directeurs des trois Revues également importantes et également estimées, les *Matériaux pour l'Histoire primitive et naturelle de l'Homme*, la *Revue d'Ethnographie* et la *Revue d'Anthropologie* estimèrent que, pour éviter toute dispersion de force, il y avait lieu de fusionner les publications en une seule qui prendrait le titre de *l'Anthropologie*.

Depuis dix ans, le succès de cette entreprise n'a fait que s'affirmer. Nous avons eu la satisfaction de voir notre *Revue* pénétrer de plus en plus dans toutes les bibliothèques scientifiques des deux continents. Ce succès est dû non seulement à la valeur des mémoires originaux, mais encore au soin apporté par la Rédaction à la partie dite *Mouvement scientifique*, où tous les mémoires parus en France et à l'étranger sont analysés par des spécialistes autorisés.

La *Revue* compte en effet, parmi ses collaborateurs, les savants les plus éminents et toutes les personnes qui ont conquis une notoriété dans les études auxquelles elle est consacrée. Elle est d'ailleurs ouverte à tous les anthropologistes, sans distinction d'école ni d'opinions scientifiques.

L'*Anthropologie* est une publication purement scientifique. Elle est éditée avec luxe, et soigneusement imprimée sur beau papier. Les illustrations sont nombreuses, comme il convient dans toute Revue d'Histoire naturelle. Les mémoires sont accompagnés de planches ou bien de clichés intercalés dans le texte.

TABLE DES MATIÈRES

CONTENUES DANS CE CAHIER

Recherches sur le mode de formation des tubes criblés dans la racine des Cryptogames vasculaires et des Gymnospermes, par M. G. Chauveaud..... 165

Essais sur la régénération expérimentale des feuilles chez les Légumineuses, par M. P. Ledoux..... 279

Table des matières contenues dans le Tome XVIII..... 397

Table des planches et des figures dans le texte contenues dans le Tome XVIII..... 397

Table des articles par noms d'auteurs..... 398

TABLE DES PLANCHES ET DES FIGURES DANS LE TEXTE

CONTENUES DANS CE CAHIER

Planches II à IX. — Formation des tubes criblés dans la racine des Cryptogames vasculaires et des Gymnospermes.

Figures dans le texte 1 à 60. — Régénération des feuilles chez les Légumineuses.

5974-99 — Corbeil. Imprimerie Ed. Crété.

3 5185 00260